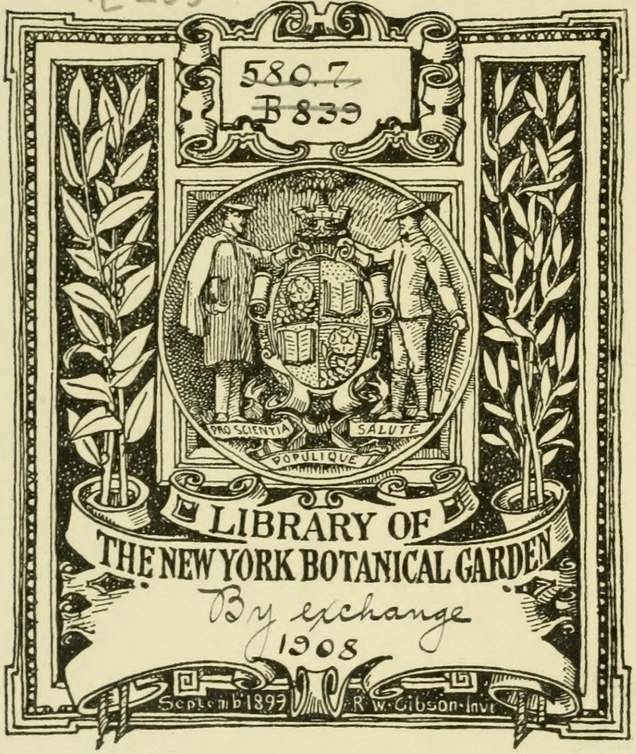
SHOUT
SHARE
IT

XR .E255

Tome 7



~~580.7~~
~~B839~~

PRO SCIENTIA POPULIQUE SALUTE

LIBRARY OF
THE NEW YORK BOTANICAL GARDEN

By exchange
1908

Septemb 1899 R.W. Gibson Invt

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE LÉO ERRERA

(UNIVERSITÉ DE BRUXELLES)

PUBLIÉ PAR

JEAN MASSART

TOME VII

AVEC UNE ANNEXE CONTENANT DES LISTES DE PLANTES,
TRENTE-DEUX PLANCHES DOUBLES EN PHOTOTYPIE, NEUF PLANCHES
DE DIAGRAMMES ET QUATORZE CARTES

BRUXELLES
HENRI LAMERTIN, ÉDITEUR-LIBRAIRE
20, RUE DU MARCHÉ AU BOIS, 20

1908

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE LÉO ERRERA

RECUEIL

DE

L'INSTITUT BOTANIQUE LÉO ERRERA

(UNIVERSITÉ DE BRUXELLES)

PUBLIÉ PAR

JEAN MASSART

TOME VII

AVEC UNE ANNEXE CONTENANT DES LISTES DE PLANTES,
TRENTE-DEUX PLANCHES DOUBLES EN PHOTOTYPIE, NEUF PLANCHES
DE DIAGRAMMES ET QUATORZE CARTES

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

BRUXELLES
HENRI LAMERTIN, ÉDITEUR-LIBRAIRE
20, RUE DU MARCHÉ AU BOIS, 20

1908

XR
.E255
Tome 7

HAYEZ, IMPRIMEUR DES ACADÉMIES ROYALES, BRUXELLES

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME VII

Pages.

LÉO ERRERA, *Cours de physiologie moléculaire fait au doctorat en sciences botaniques en 1903* 1

Sommaire de ce travail . . . . I^{1}-XII^{12}

Errata relatif à ce travail. . . . . XIII^{13}-XVI^{16}

J. STARKE, *Influence de la température sur la fluidité des solutions albuminoïdes* 155

(*Archives internationales de physiologie,* vol. IV, fasc. 4, février 1907.)

JEAN MASSART, *Essai de géographie botanique des districts littoraux et alluviaux de la Belgique* 167

AVANT-PROPOS 167

CHAPITRE PREMIER. — LE PASSÉ DES DISTRICTS LITTORAUX ET ALLUVIAUX 170

A. Époque miocène 170

B. Époque pliocène 172

C. Époque pléistocène ou quaternaire 173

1. Moséen 173

2. Campinien 175

3. Hesbayen 176

4. Brabantien 177

5. Flandrien 178

6. Climat des périodes pléistocènes 180

D. Époque holocène ou moderne 182

1. Période des tourbières 182

2. Affaissement du littoral et dépôts de l'alluvion marine inférieure. 183

Pages.
3. Argile inférieure des polders 186
4. Construction de digues 190
5. Ruptures de digues. Dépôts du sable à *Cardium* et de l'argile supérieure des polders. 192
E. Limites actuelles des districts littoraux et alluviaux 202
1. Dunes littorales 202
2. Alluvions fluvio-marines : slikkes et schorres 203
3. Alluvions fluviales. 203
4. Polders 204
5. Sable à *Cardium* 204
CHAPITRE II. — LES CONDITIONS D'EXISTENCE DES VÉGÉTAUX. . . 208
§ 1. — *Le climat* 208
I. Division de l'année en saisons 208
II. Imperfection des observations météorologiques 209
a) Température 209
b) Vitesse d'évaporation. 212
c) Pluie. 213
d) Quantité de lumière 213
e) Vent : direction et force 213
III. Comparaison du climat littoral avec celui des autres parties de la Belgique . . . . Diagramme 1 214
a) Température 215
b) Humidité atmosphérique 220
c) Pluie. 220
d) Nébulosité. Intensité de la lumière 221
e) Vent 221
Importance prépondérante des tempêtes. Leur direction . . 222
Mode d'action du vent 228
Mortification des feuilles et des rameaux. Inclinaison des arbres 232
IV. Comparaison du climat du littoral de la Belgique avec celui du littoral de l'Europe occidentale moyenne 237
a) Température . . . . Diagrammes 2, 3 250
b) Nébulosité, pluie, humidité . . . . Diagramme 4 252

Pages.

V. Observations phénologiques 253

§ 2. — *Adaptation des végétaux au climat* 255

I. Répartition saisonnière de l'assimilation . . . Diagramme 6 255
  Plantes qui n'assimilent qu'en hiver 255
  Plantes qui n'assimilent qu'au printemps 256
  Plantes qui assimilent en toute saison 256
  Plantes qui n'assimilent qu'en été. 259
  Végétaux aquatiques. 261
  Mousses, lichens, Schizophycées 262

II. Absorption de chaleur par les feuilles hivernantes 262

III. Position et protection des bourgeons hivernants. 262
  Phanérophytes 263
  Chaméphytes 263
  Hémicryptophytes 263
  Cryptophytes 265

IV. Sortie des pousses aériennes 265

V. Protection des jeunes feuilles contre les intempéries 266

VI. Adaptations contre les effets mécaniques du vent 267
  A. Action des plantes sur le dépôt du sable. 268
  B. Fixation des dunes par la végétation 269
    a) Feuilles en une rosette appliquée sur le sol 269
    b) Mousses et lichens 272
    c) Organes souterrains qui retiennent les grains de sable . . . 272
  C. Enfouissement et déchaussement . . . . . Diagramme 7 273
    a) Ascension et descente indéfinies 274
    b) Ascension indéfinie; descente limitée 277
    c) Descente indéfinie; ascension impossible 278
  D. Rigidité des organes aériens 279
    a) Rigidité due à la turgescence. 279
    b) Rigidité due à du tissu mécanique 282

VII. Adaptations contre la sécheresse 283
  A. Croissance limitée à la saison humide 284

Tome VII, 1907.

Pages.
B. Indifférence à la dessiccation, et réviviscence 285
a) Mousses des sables 285
b) Lichens des sables 287
c) Schizophycées des sables 288
d) Bryophytes, Algues et Champignons épiphytes 289
C. Étendue de l'appareil d'absorption 289
D. Accumulation d'eau dans les tissus 290
E. Réduction de la transpiration 291
a) Réduction de la surface 292
b) Réduction du nombre des stomates et fermeture des stomates. 292
c) Épaississement de la cuticule 293
d) Création d'une atmosphère tranquille 293
e) Rigidité des feuilles et densité des tissus 294
f) Diminution de la tension de vapeur 297
g) Sécrétion d'huiles essentielles 298
h) Diminution de l'éclairement 298
VIII. Adaptation contre l'insuffisance de la transpiration 299
IX. Adaptation à la meilleure utilisation de la lumière 301
§ 2. — *Le sol* 303
I. A quoi tient le degré de fertilité d'un sol 303
II. Constitution physique et chimique 306
A. Analyses des terres 306
B. Les matières alimentaires des divers sols. 315
C. Importance du calcaire 316
D. Composition chimique des eaux 317
Analyses d'eaux. 318
Leur interprétation. 320
E. Richesse du sol en matières organiques 328
F. Circulation de l'eau dans le sable et dans l'argile 331
a) Pénétration de l'eau dans le sol 332
b) Pouvoir absorbant, pour l'eau. 332
c) Ascension capillaire de l'eau 333
d) Évaporation de l'eau 334

Pages
e) Degré d'humidité des divers sols 336
f) Quantité d'eau disponible 338
g) Niveau de la nappe aquifère . . . . Diagramme 5 340
§ 3. — *Les animaux* 344
a) Mammifères herbivores 344
b) Oiseaux frugivores 348
c) Insectes pollinateurs. 349
d) Parasites 350
§ 4. — *Les plantes* 351
a) La lutte pour l'existence 351
1. Succession des espèces sur un même terrain 353
2. Localisation des espèces dans des stations strictement définies. 356
b) L'absence d'ombre sur le littoral 359
c) La symbiose mutualiste 360
d) Les plantes-compagnes 360
e) Les plantes parasites. 360
CHAPITRE III. — LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES 362
Les rapports de l'éthologie et de la géobotanique 362
Classification des districts littoraux et alluviaux 366
§ 1. — *District des dunes littorales* 368
I. Limites. 368
II. Age des dunes. 369
III. Nature du sol 372
a) Circulation de l'eau 372
b) Insuffisance des aliments 373
c) Le calcaire 390
d) Salinité des eaux 392
IV. La plage (ou estran) 393
V. Les dunes mobiles 395
VI. Les dunes fixées 399
VII. Les pannes. 406
a) Pannes sèches 408
b) Pannes humides 408

Pages
VIII. Les mares d'hiver 413
IX. Les mares permanentes. 414
X. Les cultures 415
XI. Les bosquets 417
§ 2. — *District des alluvions marines.* 419
I. Limites 419
II. Les conditions d'existence 421
A. Le sol. 421
B. Les marées 421
a) Hauteur des marées 421
b) Action mécanique. 424
c) Salure de l'eau. 426
1. Action physico-chimique 426
2. Action chimique 427
III. La slikke 428
IV. Le schorre 429
a) Le schorre à végétation haute 430
b) Le schorre à végétation rase 431
c) Les marigots 433
d) Les fosses isolées 434
V. Limite supérieure 435
a) Limite entre le schorre et la digue. 435
b) Limite entre le schorre et la dune 436
§ 3. — *District des alluvions fluviales* 437
I. Limites et conditions d'existence. 438
a) Les marées 438
b) Le sol. 445
1. Structure physique 445
2. Structure chimique 446
II. Les associations 447
a) Berges peu inclinées 448
b) Berges abruptes 451
c) Prairies inondables 451

Pages.

§ 4. — *District des polders* 451

I. Limites. 451

1. Limite supérieure 453
2. Limite latérale interne 454
3. Limite latérale externe 455
4. Largeur des polders 457

II. Conditions d'existence 458

1. Structure physique et chimique du sol 458
2. Horizontalité du sol. Les wateringues. 458
3. Humidité de l'air 459

III. La végétation aquatique 460

a) Eaux saumâtres 460
b) Eaux douces. 461

1. Étangs. 464
2. Canaux 465
3. Fossés 465
4. Trous de tourbières. 466

IV. Les digues 466

V. Les cultures 467

§ 5. — District du sable à *Cardium*. 468

I. Limites 468

1. Sable à *Cardium* proprement dit. 468
2. Polders sablonneux récents 469
3. Dunes internes 469

II. Le sol. 470

III. Les associations. 470

Plantes calcifuges 470
Muscinées 473

1. Dunes 473
2. Pâturages et garennes. 474
3. Cultures 474

Pages.

CHAPITRE IV. — Comparaison des districts littoraux et alluviaux avec les districts voisins. 477

A. Subdivision géobotanique de la Belgique 477

B. Quelles plantes manquent aux districts littoraux et alluviaux. . 479

C. Quelles espèces constituent la flore des districts littoraux et alluviaux. 482

D. Le coefficient générique 483

E. Les districts littoraux et alluviaux de la Belgique comparés à ceux des pays voisins 487

a) Alluvions marines 487

b) Alluvions fluviales. 487

c) Polders 488

d) Dunes littorales 488

CHAPITRE V. — Origine de la flore 493

A. Espèces endémiques 495

B. Reliques géologiques 496

C. Espèces immigrées. 497

a) Dunes littorales. 499

1. Immigration prochaine 499

2. Immigration lointaine 505

b) Alluvions marines 510

c) Alluvions fluviales. 513

d) Polders 513

e) Sable à *Cardium* 515

Résumé et conclusions 516

Liste bibliographique 519

Index alphabétique. 533

Additions et corrections. 583

COURS DE PHYSIOLOGIE MOLÉCULAIRE

FAIT AU DOCTORAT EN SCIENCES BOTANIQUES EN 1903

par **LÉO ERRERA**

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS PAR H.-J. HAMBURGER 1

INTRODUCTION 3

Définition de la physiologie moléculaire 3

Définition des forces moléculaires 3

LES UNITÉS DE MESURE 4

a) Unité de longueur (centimètre) 4

b) — masse (gramme) 4

c) — temps (seconde) 4

d) — vitesse (cèle) 5

e) — accélération 5

f) — force (dyne) 5

g) — travail, force vive ou énergie (erg) 5

h) — pression (tonie) 6

i) — chaleur (le joule et la calorie, leur valeur réciproque). 6

PROPRIÉTÉS PHYSIQUES DES TISSUS VÉGÉTAUX 8

§ 1. — PROPRIÉTÉS DES FLUIDES 8

1. *Gaz* 8

Caractères des gaz 8

Lois physiques régissant les gaz 8

a) Loi de Boyle et Mariotte 8

b) Loi de Dalton 8

c) Loi de la dissociation 9

d) Loi de Gay-Lussac et Dalton 10

Équation générale 11

Hypothèse d'Avogadro 11

Pression de la molécule gazeuse 12

Définition de la *mole* 12

Pression de la mole 12

Équation générale des gaz (p. 11) exprimée en centimètres cubes et myriotonies; transformation de l'*atmosphère* en myriotonies. 13

[Parois semi-perméables : voir p. 91.]

2. *Liquides*. 15

Caractères des liquides. 15

A. — Tension superficielle des liquides 15

a) Masses liquides 15

Liquide soustrait aux forces extérieures. 15

Expérience de Plateau 15

La couche superficielle des liquides et les forces qui y règnent. 16

Les surfaces minimales 16

Surface limite entre deux liquides 17

Expériences mettant en évidence la tension superficielle . . 18

Mesure de l'épaisseur de la couche superficielle ou du rayon d'activité des forces moléculaires 19

Procédés de mesure de la tension superficielle. 19

Variations de la tension. 19

Valeur de la tension pour divers liquides 20

b) Lames liquides minces 20

La tension dans les lames minces. 20

Expériences de Van der Mensbrugghe, mettant en évidence la tension superficielle dans les lames minces 20

c) Calcul des formules de la tension :

α) des masses liquides 22

β) des lames minces 23

Phénomènes d'équilibre et de mouvement dus à la tension superficielle 24

α. Phénomènes d'équilibre 24

a) Conditions d'équilibre des masses liquides 24

b) Conditions d'équilibre des lames liquides 24

1) Membranes homogènes 24

Surfaces minimales 25

Cas des lames closes 25

Cas des lames ouvertes (élassoïdes) 25

2) Membranes hétérogènes. 25
Expériences mettant en évidence ces principes . . . 25
Les surfaces de révolution 27
c) Les systèmes laminaires 29
Leurs conditions d'équilibre. 29
Expériences de Plateau et de Van der Mensbrugghe. 29
β. Phénomènes de mouvement dus à la tension superficielle. 31
1. Variations chimiques de tension 31
Conditions d'équilibre d'une goutte d'un liquide déposée à la surface d'un autre liquide 31
a) Cas de liquides adhérents. 31
Étalement de l'huile sur l'eau 32
Action de l'éther sur une goutte d'eau 33
b) Cas de liquides non adhérents 33
Action de l'éther sur une goutte d'eau 34
Mouvements causés par des inégalités de tension . . . 34
Mouvement du camphre sur l'eau 34
Amibes artificielles de Gad, Bütschli, etc. . . . 34
2. Variations thermiques 35
Expérience avec la poudre de lycopode 35
3. Variations électriques 35
Lois de Lippmann 35
Amibe mercurielle d'Ostwald 36
B. — Cohésion et élasticité 37
Expériences mettant en évidence ces propriétés 37
C. — Viscosité (frottement ou résistance interne) 38
Mesure de la viscosité 38
Variations de la viscosité 38
Expériences de Bottazzi et Hürtle sur le sang 38
Expériences de Plateau : viscosité superficielle et viscosité interne 39
D. — Propriétés des émulsions. 39
État physique du protoplasme vivant 39
Le protoplasme est une émulsion semi-liquide 39

La membrane *in statu nascendi* est une émulsion semi-liquide 40
Conclusion à en tirer 40
Variations de densité 40
Étude des phénomènes de tension superficielle du protoplasme 41
Application des principes de tension superficielle 41
α. Phénomènes d'équilibre 42
a) Membranes homogènes 42
b) Membranes hétérogènes. 42
Exemples de cloisons répondant aux lois vues . . 42
c) Systèmes laminaires de cloisons 42
1) Tissus jeunes 42
Division des cellules; exemples 43
Cas des « trajectoires orthogonales » 46
2) Tissus adultes 48
Turgescence et « gleitendes Wachstum » 48
β. Phénomènes de mouvement 49
Mouvement des amibes. 49
Amibes artificielles de Gad et de Beilstein 49
Caryocinèse et « Reizplasmolyse » 50
§ 2. — Propriétés des solides 51
1. Étude physique des solides. 51
Corps cristallins et corps amorphes 52
Tension superficielle des solides 52
L'état d'élasticité 52
Division des corps selon les propriétés physiques 52
Coefficient d'extensibilité 53
Limite d'élasticité (Tragmodul) 53
Coefficient de rupture (Festigkeitsmodul) 53
Distinction entre l'élasticité et l'extensibilité 53
2. Application au protoplasme vivant et aux membranes cellulaires 53
L'élasticité du protoplasme 53
Procédé d'Af Clercker pour isoler le protoplasme des cellules végétales 54
Élasticité et extensibilité des membranes végétales. 54

Comparaison entre les fibres végétales et les fils d'acier 54
Exemples d'extensibilité et de brusque allongement d'organes végétaux 55
Le rôle des fibres dans l'architecture des végétaux et les études de Schwendener 55
a) Barre d'acier et cylindre métallique creux 56
b) Les constructions végétales 57
α) Stéréides ou éléments morts 57
Cas des feuilles. 57
— tiges 57
— racines 58
— rhizomes 58
— tiges volubles. 58
β) Rôle du collenchyme 58
« Tampons » 59
3. Étude des relations entre la structure physique et les propriétés optiques des solides 59
Classification des corps selon les propriétés physiques. 59
Imperfection des cristaux 60
Anisotropie des cristaux 60
Cas des cristaux dits réguliers 60
4. Application à la cellule 61
Inactivité optique du protoplasme vivant. 61
Biréfringence des membranes cellulaires. 61
Biréfringence de l'amidon 61
Biréfringence de l'inuline 61
Explications possibles de la biréfringence 61
Études de Fischer sur l'inuline 62
— Krafft sur l'état globomorphe 62
— Ambronn et Leblanc sur les mélanges non intimes de substances différentes 62
— Schimper sur les grains d'amidon 63
— Mangin et Errera sur les membranes cellulosiques. 63

Indice de réfraction des produits végétaux 64
Calcul de l'indice de réfraction 64
Action des produits végétaux sur la lumière polarisée 64
a) Grains d'amidon. 64
Croix de polarisation entre nicols croisés 64
Explication de cette croix 65
b) Membranes cellulaires. 67
Le pléochroïsme 67
Définition. 67
Cristaux d'iode 68
Cristaux de saponarine. 68
Membranes cellulaires colorées par l'iode 68
Amidon coloré par l'iode 68

§ 3. — PÉNÉTRATION MUTUELLE DES SOLIDES ET DES FLUIDES . . . 69
a) *Pénétration des fluides dans des méats préexistants* 69
α) *Gaz* 69
1. Circulation des gaz dans des cavités étroites 69
Frottement des gaz 69
Coefficient de frottement. 69
Le frottement est indépendant de la densité du gaz . . . 69
Coefficients pour quelques gaz 69
Transpiration gazeuse (Graham) ou écoulement capillaire (Pfeffer) 70
Formule de l'écoulement. 70
Relation entre la densité et la vitesse d'écoulement . . . 71
Détermination de la densité des gaz 71
Adhésion gazeuse ou occlusion 71

2. Application aux tissus végétaux 72
Perméabilité des membranes cellulaires végétales 72
Siège de la circulation des gaz dans la plante 72
Orifices externes : stomates, lenticelles, etc. 72
Particularités de structure empêchant l'occlusion des stomates. 73
Expériences prouvant l'intervention des stomates dans la circulation des gaz 74

Méthode des « Glasblasenzählen » 74
Extension des espaces intercellulaires dans les végétaux aquatiques; diaphragmes de soutien. 74
Accumulation des stomates dans les régions à chlorophylle . 75
Pression négative. 75

β) *Liquides* 76
1. Circulation des liquides dans des cavités étroites. 76
Calcul de la formule de la capillarité. 76
Cas d'un liquide sans pesanteur 77
Phénomène d'adhésion aux solides 78
2. Application aux tissus végétaux 78
Valeur de l'ascension de l'eau dans un tube capillaire. . . . 78
Ascension capillaire dans les vaisseaux 78

γ) *Mélanges de gaz et de liquides*. 79
1. Circulation des mélanges de gaz et de liquides dans des cavités étroites (chapelet capillaire ou de Jamin) 79
Définition du chapelet de Jamin 79
Poids du chapelet de Jamin 79
Difficulté de le déplacer. 79
Obstacle à la transmission des pressions. 79
Cas d'un chapelet de Jamin dans un tube à étranglements . . 81
Valeur énorme des actions capillaires dans les corps poreux. 82
Schéma de Jamin. 82
2. Application aux tissus végétaux 82

b) *Pénétration des fluides dans des espaces intermoléculaires* 83
α) Pénétration des liquides dans des espaces intermoléculaires avec écartement *limité* des particules du solide et conservation de la cohésion 83
1. Étude physique 83
L'imbibition 83
Ascension de l'eau entre deux lames mobiles 83
Expériences d'Askenasy 84
Phénomènes d'imbibition 84

Impossibilité d'exprimer par compression toute l'eau d'imbibition 84
Échauffement par l'imbibition. 85
Coefficient d'imbibition. 85
Vitesse inégale de circulation du dissolvant et du corps dissous dans le corps imbibé 86
Phénomènes d'hygroscopicité 87
2. Application aux végétaux 87
Mouvements hygroscopiques 87
Rose de Jéricho, etc. 87
Projection de graines 87
Graines se vrillant dans le sol 87
Elatères des Équisétacées 88
Sporanges des Polypodiacées 88
Plantes reviviscentes 88
β) Pénétration des liquides dans des espaces intermoléculaires avec écartement *illimité* des particules du solide et perte de sa cohésion. 89
Gradation entre la capillarité et la solution. 89
Importance de l'étude des solutions 89
Définition du terme « solution » 90
Dissolvant et corps dissous. 90
Diffusion, pression gazeuse, pression osmotique 90
Corps perméables, imperméables; parois semi-perméables . . 91
Corps perméants, imperméants 91
Exemples de parois semi-perméables pour les gaz. 91
Expérience de Nernst 91
1. Complément à l'étude des gaz, en tenant compte de la paroi du récipient. 91
Cas d'un récipient inextensible 91
Cas d'un récipient à paroi extensible et élastique 92
Application au cas des parois semi-perméables aux gaz des lois fondamentales des gaz. 93
2. Étude des solutions. 95
La diffusion et l'osmose. 95

La pression osmotique 95
Expérience mettant en évidence la pression osmotique . . . 95
Théories de Reychler, Crismer, van 't Hoff 96
Similitude des solutions et des gaz (van 't Hoff) 96
Ascension d'un liquide par pression osmotique 98
Exemples de parois semi-perméables 99
1) Appareil de Nernst 99
2) Appareil de Raoult. 99
3) Membranes de Traube (ferrocyanure de cuivre ou tannate de gélatine) 99
Recherches de Pfeffer sur la pression osmotique 100
Expériences de Pringsheim 100
Procédés de mesure de la pression osmotique 101
1) Diminution de tension de vapeur des solutions 101
α) Méthode de l'ébullioscopie 102
β) Méthode des index (Errera et Barger) 102
2) Abaissement du point de congélation. (Méthode cryoscopique ou de Raoult.). 103
3) Abaissement de la solubilité. 103
4) Plasmolyse des cellules végétales 104
Solutions isotoniques 104
Lois de l'osmose 105
Hypothèse de van 't Hoff sur les solutions isotoniques . . . 106
Pression uniforme de la *mole* de tout corps dissous 107
Dissociation électrolytique ou ionisation (Arrhenius). . . . 108
Coefficient de dissociation électrolytique 109
Calcul de ce coefficient 109
Détermination de la valeur de la dissociation 110
Expériences de de Vries et coefficient isotonique de celui-ci 110
Objections. 111
Coefficient isotonique de van 't Hoff. 111
Tableau comparatif de quelques coefficients 112
Calcul en myriotonies 113
Résolution de divers problèmes osmotiques 113

4. Application au protoplasme vivant 117
  Semi-perméabilité du protoplasme 118
    Elle n'est pas parfaite. 118
    Analyse du système osmotique de la cellule 118
      a) Suc cellulaire. 119
      b) Protoplasme 119
      c) Membrane. 119
      d) Liquide ambiant. 119
    Explication de la plasmolyse 120
    Analyse de la turgescence ou de la pression osmotique cellulaire. 120
    Valeur de la pression en certains cas 120
    Déturgescence et plasmolyse 121
  Changements de volume par suite de la turgescence 122
    Changements de volume de la cellule 122
    Raccourcissement de certains organes; « contraction » des racines. 123
    Relation entre la turgescence et la croissance 123
  Tension des tissus 124
    Tension des tissus ou turgescence au 2ᵉ degré 124
    Preuves expérimentales 124
  Intraméabilité et extraméabilité 125
    Intraméabilité: théorie d'Overton sur la semi-perméabilité du protoplasme vivant 126
    Extraméabilité; expériences la mettant en évidence . . . 126
    « Réaction osmotique » de la cellule 127
    Tonopoïèse 127
    Anatonose et catatonose 127
  Variations de la perméabilité du protoplasme vivant. . . . 127
    Reizplasmolyse 128
    Action des rayons X et des rayons lumineux 128
    Osmose gazeuse 128
    Passage des gaz à travers les membranes végétales . . . 128
    Expérience de la bulle de savon dans le CO_2 129

Vitesse de diffusion de différents gaz 129
Expériences d'Exner sur les lamelles savonneuses 129
Expériences de Wiesner et Molisch et de Devaux sur les membranes végétales 130
Variation de la perméabilité des membranes végétales . . . 131
Mouvement de l'eau dans la plante et transpiration . 132
La transpiration des plantes 132
Son importance relative 132
Expérience la mettant en évidence 132
Valeur de l'évaporation; exemples 133
Chiffres d'évaporation pour la Belgique centrale 134
Rôle de l'évaporation 134
Expérience montrant l'action favorable de la transpiration . 135
Relation entre la quantité de matières minérales accumulées et l'eau évaporée 135
Soulèvement du liquide et pression négative 136
Siège du courant d'eau 136
Détermination expérimentale du siège de ce courant . . . 136
Le bois de teck 137
Développement du système vasculaire chez les Dicotylédones et Gymnospermes et chez les Palmiers 137
Vitesse du transport de l'eau 138
Expériences 138
Cas des plantes languissantes 138
Théories relatives au siège du courant d'eau et aux forces amenant l'ascension 139
1) Théorie qui fait monter l'eau par l'épaisseur des membranes du bois, ou théorie de l'imbibition (Sachs, Jamin). 140
Arguments 141
Objections 141
Preuve que la circulation se fait par les cavités 142
2) Théories qui font circuler l'eau dans les cavités des éléments ligneux 143

a) Théorie de l'osmose (Dutrochet) 143
Exposé 143
Objections 143
b) Théorie de la simple capillarité (Böhm) 144
Exposé 144
Objections 144
c) Théorie du simple chapelet de Jamin 144
Exposé 144
Objections 145
d) Théorie basée sur la capillarité et les différences de pression ou Gasdrucktheorie (Böhm *olim*, Hartig et Vesque) 145
Objections 146
e) Capillarité, pression radiculaire et activité osmotique des cellules vivantes des rayons médullaires (Westermaier, Godlewski) 146
Exposé 146
Objections 147
f) Théorie basée sur la cohésion de la colonne liquide (Dixon et Joly, Askenasy) 148
Exposé 148
Schéma de la plante par Jamin 148
Objections 152
Réponse à ces objections 152
3) Conclusion 152

ERRATA

pour le Cours de Physiologie moléculaire de Léo Errera.

Le présent errata a été dressé à la suite d'un nouvel examen des notes manuscrites de l'auteur. Nous avons pu constater que, dans le cours imprimé, se sont glissées quelques fautes que nous nous empressons de rectifier.

Page 7, ligne 15, *au lieu de* : 4183, *lire* : 4,183.

Page 8, ligne 16, — se mélangent, *lire* : se dissolvent.

Page 8, ligne 17, — avec, *lire* : dans.

Page 9, ligne 16, — d'un mélange, *lire* : d'une solution.

Page 9, ligne 4 du bas, *au lieu de* : la, *lire* : sa.

Page 10, lignes 10 et 11, *au lieu de* : P et V la pression et le volume à t, *lire* : amenons le gaz à température t.

Page 10, ligne 12, *lire* : on a pour la pression :

Page 10, ligne 14, *lire* : on a pour le volume :

Page 12, lignes 15 à 19, *lire* :

Appliquons à la notion de mole la loi générale que nous avons trouvée plus haut :

$$pv = \frac{p_0 v_0}{273} \mathrm{T}$$

et remarquons que le volume v d'une mole est le même pour tous les gaz à égalité de pression et de température.

Appelons R la fraction $\frac{p_0 v_0}{273}$, dans laquelle v_0 représente le volume de la mole à la pression atmosphérique et à la température de 0°c.

Page 18, ligne 11, *au lieu de* : anneau de cuivre, *lire* : anneau de fil de cuivre.

Page 18, lignes 8 et 7 du bas, *au lieu de* : la première..... système, *lire* : la première, pour laquelle l'appareil émerge du liquide en B ;

Page 18, ligne 4 du bas, *au lieu de* : sous, *lire* : sur.

Page 18, ligne 3 du bas, *après* : surface de l'eau, *ajouter* : en A.

Page 22, ligne 20, *après* : l'eau, *ajouter* : et γ la tension superficielle, c'est-à-dire la traction développée à travers l'unité de longueur dans la couche superficielle.

Page 22, entre les lignes 21 et 22, *ajouter* :

Ces formules ne s'appliquent qu'au cas où la paroi est *mouillée* par le liquide; où, en d'autres termes, la surface du liquide se raccorde tangentiellement et par un ménisque concave à celle de la paroi. Tel est le cas de l'eau et du verre.

Page 26, ligne 9 du bas, *après* : robinet, *ajouter* : 3.

Page 29, ligne 4 du bas, *après* : environ, *ajouter* : (ce sont les angles formés par les droites joignant le centre d'un tétraèdre régulier aux quatre sommets.)

Page 30, ligne 2, *au lieu de* : ainsi..... profondeur, *lire* : l'on trouve quatre arêtes faisant des angles plans égaux entre eux (de 109°5).

Page 31, ligne 1, *supprimer* : de 90° ou.

Page 35, ligne 10 du bas, *après* : Lippmann, *ajouter* : (*Annales de Chimie et de Physique* (5), 5, p. 494, 1875.

Page 39, ligne 3, *au lieu de* : $\left(Q = K\,\frac{d_4 h}{l}\right)$, *lire* : $\left(Q = K\,\frac{d^4 h}{l}\right.$, d étant le diamètre du vaisseau, h la hauteur de la colonne et l la longueur du vaisseau.)

Page 47. *Supprimer* la page en entier, sauf la dernière ligne. L'exposé suivant nous paraît plus précis et plus explicite :

Soit en coordonnées rectangulaires

$$F(x, y, a) = 0 \qquad \ldots\ldots\ldots\ldots \qquad (1)$$

l'équation d'une famille de courbes, dont chaque individu est particularisé par une valeur du paramètre a.

En différentiant, on obtient :

$$\frac{\partial F}{\partial x}\,dx + \frac{\partial F}{\partial y}\,dy = 0$$

d'où l'on tire le coefficient angulaire $\frac{dy}{dx}$ de la tangente en un point (x, y) d'une quelconque des courbes de la famille :

$$\frac{dy}{dx} = -\frac{\dfrac{\partial F}{\partial x}}{\dfrac{\partial F}{\partial y}}$$

par conséquent, celui de la normale en ce point est

$$\frac{\dfrac{\partial F}{\partial y}}{\dfrac{\partial F}{\partial x}}.$$

Or, si deux familles de courbes sont trajectoires orthogonales l'une de l'autre, la normale en un point d'une courbe de l'une est tangente au même point d'une courbe de l'autre.

Donc, le coefficient angulaire de la tangente au point (x, y) à une courbe quelconque de la seconde famille est

$$\frac{dy}{dx} = + \frac{\dfrac{\partial F}{\partial y}}{\dfrac{\partial F}{\partial x}}$$

d'où l'on tire

$$\frac{\partial F}{\partial x}\,dy - \frac{\partial F}{\partial y}\,dx = 0 \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (2)$$

Cette équation est donc satisfaite par les coordonnées (x, y) de tous les points des courbes de la seconde famille. C'est l'*équation différentielle* des courbes cherchées.

Page 48, ligne 2, *ajouter* : en intégrant l'équation obtenue.

Page 48, ligne 3, *au lieu de* : de même foyer, donc confocales, *lire* : *confocales,* ou de même foyer.

Page 53, ligne 8, *après* : appelle, *ajouter* : en allemand.

Page 53, ligne 11, *lire* : on le désigne en allemand du nom de *Festigkeitsmodul.*

Page 56, ligne 7 du bas, *au lieu de* : En mécanique, on sait....., *lire* : En mécanique on démontre qu'un cylindre métallique creux, ayant une épaisseur égale au sixième de son rayon, présente, à égalité de section, une résistance à la flexion environ trois fois plus grande qu'un cylindre plein.

Page 64, ligne 13, *au lieu de* : calcule, *lire* : détermine.

Page 69, ligne 12 du bas, *lire* : D'après la théorie cinétique des gaz, le coefficient de frottement η des gaz a pour expression :

$$\eta = \frac{1}{3}\, d.\, L.\, c,$$

expression où d est la densité.....

Page 70, ligne 8 du bas, *au lieu de* : au temps t, *lire* : à la pression p.

Page 74, ligne 12 du bas, *au lieu de* : la méthode des *Gasblasenzählen*, *lire* : la méthode du *Gasblasenzählen*.

Page 80, ligne 3 du bas, *au lieu de* : ρ^{1}, *lire* ρ_1.

Page 81, ligne 3, *au lieu de* : $P_2 = N - \frac{\gamma}{\rho_2}$, *lire* $P_2 = N - \frac{2\gamma}{\rho_2}$.

Page 81, ligne 4 du bas, *au lieu de* : indices, *lire* : index.

Page 129, ligne 7 du bas, *supprimer* : on tient..... K.

Page 129, ligne 3 du bas, *après* : orifices, *ajouter* : et où K est un coefficient que nous déterminerons plus loin.

COURS
DE
PHYSIOLOGIE MOLÉCULAIRE
FAIT AU
DOCTORAT EN SCIENCES BOTANIQUES EN 1903

par LÉO ERRERA

LEÇONS RECUEILLIES ET RÉDIGÉES

par H. SCHOUTEDEN
DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES.

AVANT-PROPOS

M^{me} Léo Errera m'a fait l'honneur de me prier de parcourir le manuscrit des leçons de physiologie moléculaire, faites au doctorat en sciences botaniques par feu le professeur Léo Errera, recueillies et rédigées par son élève, M. H. Schouteden. Elle désirait avoir mon avis sur l'intérêt qu'il y aurait à les publier.

Je me suis empressé d'accéder à son désir, non seulement pour donner une faible marque de respect à la mémoire du savant enlevé, hélas! trop jeune à ses travaux, mais aussi parce que j'étais certain de passer à la lecture de ce travail des heures agréables et instructives. Après avoir examiné avec grande attention ces leçons, je suis arrivé à cette conclusion, que ce serait un crime de lèse-science de ne pas les publier. En effet, elles présentent sous une forme très attrayante et très claire une foule de recherches et de conceptions nouvelles qui, grâce au remarquable développement pris par la physico-chimie, ont jeté et jetteront encore une lumière inattendue sur un grand nombre de phénomènes biologiques.

Il est tout naturel que dans un cours de physiologie végétale, la tendance générale soit particulièrement botanique, et que les exemples destinés à montrer l'importance prépondérante des connaissances physico-chimiques pour la compréhension des phénomènes de la vie, soient surtout empruntés aux plantes. Pourtant il ne faudrait pas croire que ces leçons soient sans intérêt pour ceux qui s'occupent de physiologie animale ou de physiologie humaine. Ne sait-on pas que les mêmes lois régissent les fonctions des animaux et celles des plantes? Ajoutons que les exemples fournis par la botanique élargiront l'horizon de la physiologie générale et engageront par cela même les physiologistes zoologistes à instituer de nouvelles recherches dans leur propre domaine.

J'ai souvent regretté que les physiologistes botanistes et les physiologistes médecins aient si peu de contacts, maintenant surtout que leurs sciences se sont rencontrées sur un champ commun, où ils pourraient travailler côte à côte et s'entr'aider. C'est précisément ce champ qui a été défriché par Léo Errera avec autant de talent que d'esprit critique.

Puisse ce travail, que je souhaite voir entre les mains de *tous* les biologistes, contribuer à les rapprocher!

Groningue, février 1907.

H.-J. Hamburger.

INTRODUCTION (*)

Nous nous occuperons, dans cette partie du cours de Physiologie, de l'étude des propriétés physiques et chimiques générales des êtres vivants.

Vu l'extrême petitesse des appareils — cellules, vaisseaux, fibres, etc. — dans lesquels les phénomènes vitaux élémentaires se manifestent, ce sont les forces que l'on désigne souvent en physique par le nom global de *forces moléculaires*, c'est-à-dire des forces se manifestant à de très petites distances, qu'il s'agit d'étudier ici. Aussi peut-on nommer cette partie de la physiologie, la *physiologie moléculaire*. Mais il sera nécessaire, pour mieux enchaîner notre exposé, de rappeler, chemin faisant, certaines lois et certaines notions que l'on ne range pas d'habitude dans la physique moléculaire.

D'ailleurs, comme les trois états de la matière — gazeux, liquide et solide — diffèrent entre eux principalement par la cohésion et le frottement interne, c'est-à-dire par des forces moléculaires, on peut sans inconvénient rattacher à ce chapitre, comme nous le ferons, l'étude des propriétés générales des gaz, des liquides et des solides (**).

Le caractère le plus remarquable des forces dites moléculaires, c'est que leurs effets décroissent très rapidement quand la distance augmente, et qu'elles deviennent par conséquent *négligeables* à partir d'une distance très faible (dite : le « rayon d'activité des forces moléculaires »), mais qu'en revanche, aux distances imperceptibles, elles atteignent des valeurs extrêmement fortes et l'emportent alors de beaucoup sur les forces, telles que la pesanteur,

---

(*) Il n'a été tenu compte de la bibliographie que jusqu'en 1903.

(**) Nernst, dans la deuxième édition de sa *Theoretische Chemie,* dit aussi (p. 42) *Molekularphysik* pour la partie qui se rapporte aux propriétés générales des gaz, etc.

qui nous sont plus familières parce qu'elles agissent encore à des distances que nous sommes habitués à regarder comme considérables.

UNITÉS DE MESURE.

Sans entrer ici dans de grands détails sur les unités de mesure employées en physique moléculaire, il est cependant nécessaire de nous entendre sur les mesures à adopter.

La plupart des grandeurs de la physique peuvent s'exprimer au moyen de trois unités fondamentales. Le système le plus généralement employé consiste à choisir :

1° Une unité de *longueur :* le *centimètre*, c'est-à-dire la centième partie du mètre-étalon déposé à Paris ;

2° Une unité de *masse :* la masse de 1 *gramme* (et non son poids, qui varie d'un point à l'autre de la terre, suivant que varie l'accélération *g* qui intervient dans son évaluation), ce gramme étant la millième partie du kilogramme-étalon déposé à Paris ;

3° Une unité de *temps :* la *seconde* solaire moyenne, c'est-à-dire la 86,400^{me} partie d'un jour moyen, qui est égal à une année solaire moyenne divisée par 365.24225.

Ce système d'unités (centimètre-gramme-seconde) est connu sous le nom de système C. G. S.

On pourrait se demander pourquoi, comme unité de longueur, on a choisi le centimètre et non le mètre? En voici la raison. Dans le système C. G. S., l'unité de *surface* est naturellement le centimètre carré, l'unité de *volume* le centimètre cube. La *densité* d'un corps étant le quotient de sa masse divisée par son volume ou, ce qui revient au même, la masse de l'unité de volume de ce corps, nous devrons, dans notre système rationnel, prendre pour unité de densité, la densité d'un corps qui a l'unité de masse dans l'unité de volume, c'est-à-dire la masse de 1 gramme dans 1 centimètre cube. C'est ce qui a très sensiblement lieu pour l'eau à 4°, et ainsi la densité est exprimée par le même nombre que le *poids spécifique* (c'est-à-dire le rapport du poids du corps à celui d'un même volume d'eau). Au contraire, si nous prenions pour unités le *mètre* et le *gramme*, l'unité de volume serait le mètre cube, et la densité de l'eau deviendrait égale à 1 million ; si nous prenions le *mètre* et le *kilogramme*, elle deviendrait égale à 1,000, de sorte que les nombres exprimant les densités deviendraient, dans le premier cas, un million de fois, dans le second mille fois plus grands que les poids spécifiques.

Dans le système C. G. S., l'unité de *vitesse*, parfois appelée *cèle* (de « celeritas »), est la vitesse d'un mobile parcourant l'unité de longueur en l'unité de temps, soit 1 centimètre en 1 seconde.

L'unité d'*accélération* est celle d'un mobile dont la vitesse augmenterait d'une unité pendant une unité de temps, c'est-à-dire augmenterait à chaque seconde d'une quantité égale à une vitesse de 1 centimètre par seconde.

L'unité de *force* est celle qui donne à une masse égale à l'unité une accélération égale à 1, soit à une masse de 1 gramme une accélération de 1 centimètre par seconde. On l'appelle *dyne* (de δύναμις) ; ses multiples sont la *kilodyne,* qui vaut 1,000 dynes, la *myriodyne* (myriadyne est moins correct) valant 10,000 dynes, la *mégadyne* valant 1 million de dynes, la *microdyne* égale à un millionième de dyne, etc.

Nous pouvons nous représenter la dyne comme approximativement égale au *poids de 1 milligramme* (c'est-à-dire l'action exercée par la gravitation terrestre sur la masse de 1 milligramme, aux latitudes moyennes). En effet, le poids de 1 gramme représente une force de g dynes, c'est-à-dire à la latitude moyenne de 45°, en unités C. G. S., 980.6 dynes ; donc le poids de 1 milligramme sera représenté par 0.9806 dyne, soit très approximativement 1 dyne.

Le travail étant, comme on sait, proportionnel à la force et au chemin parcouru dans sa direction, l'unité de *travail* ou de *force vive* ou d'*énergie* est, dans le système C. G. S., le travail produit par une dyne, lorsque son point d'application parcourt dans le sens de la force un chemin égal à 1 centimètre. On l'appelle *erg* (de ἔργον) ; les multiples habituels sont le *meguerg*, le *micrerg*, etc.

L'unité de *pression* est la pression de l'unité de force sur l'unité de surface, donc la pression de 1 dyne sur 1 centimètre carré. J'ai proposé de l'appeler *tonie* (de τόνος, effort, tension), avec les multiples : *décatonie*, *kilotonie*, *myriotonie*, *mégatonie*, etc.

En vertu de la théorie mécanique de la chaleur, l'unité de *chaleur* sera la quantité de chaleur qui, en se transformant intégralement en travail, donnera l'unité de travail, c'est-à-dire 1 erg. Mais cette unité serait extrêmement petite; aussi a-t-on préféré en prendre un multiple qu'on a appelé le *joule* (j) : celui-ci est l'erg multiplié par 10 millions, soit 10^7 ergs; on emploie aussi le *kilojoule* (J), égalant 1,000 joules ou 10^{10} ergs. La définition du joule est : 10 meguergs.

Le joule (*), déjà employé dans ce sens dans l'électrotechnique, a l'avantage d'être indépendant de nos connaissances sur le calorique spécifique de l'eau. D'habitude, cependant, on se sert d'une autre unité, la *calorie* ou *petite calorie*, moins rationnelle mais plus commode, dans laquelle intervient la notion du degré de température, c'est-à-dire une unité étrangère au système C. G. S. et dont nous allons préciser la signification. Un *degré centigrade* est le centième de l'écart de température entre la glace fondante et l'eau bouillante sous la pression barométrique de 76 centimètres de mercure; et, scientifiquement, un tel degré répond à 1 centième de la dilatation en volume qu'un gaz parfait éprouve pour un tel écart (ce qui, aux températures peu élevées, correspond aussi à d'égales dilatations du Hg : à ces températures, le thermomètre normal [c'est-à-dire le thermomètre à air] et le thermomètre à mercure concordent). Cela posé, la (*petite*) *calorie* est la quantité de chaleur nécessaire pour élever de 1° (mesuré au thermomètre à air) la température de 1 gramme d'eau prise à 15°; la *grande calorie* ou *kilocalorie* est celle qui répond à 1 kilogramme d'eau; elle vaut donc mille fois plus, tandis que la *millicalorie* vaut mille fois moins et répond au milligramme d'eau.

(*) Dans la troisième édition (1899) de son *Grundriss der allgemeinen Chemie*, Ostwald donne toutes les indications de quantités de chaleur en joules.

Ces unités étant le plus généralement employées (*), il est utile de pouvoir transformer en joules un chiffre donné en calories et réciproquement. Cherchons donc quelle est la valeur en joules de la petite calorie et quelle est la valeur en calories du joule même. D'après des déterminations récentes, l'équivalent mécanique de la chaleur est approximativement 42660 grammes-centimètres, ce qui veut dire qu'une (petite) calorie intégralement transformée en travail suffirait à soulever, aux latitudes moyennes, 1 gramme à $426^{m}6$ ou 42660 centimètres de hauteur. Réduisons cela en *ergs*. Nous avons vu que 1 erg est le travail produit par 1 dyne sur un chemin égal à 1 centimètre : 1 erg = 1 dyne × 1 centimètre, et que 1 gramme, à la latitude de 45°, vaut 980.6 dynes. La petite calorie a donc pour valeur 42660 grammes-centimètres × 980.6 dynes, soit 41830000 ergs ou 41.83 millions d'ergs ou (puisque 1 joule vaut 10 millions d'ergs) 4183 joules. D'où 1 joule = 0.2391 calorie et 1 kilojoule = 2391 calories.

Connaissant ces unités fondamentales, nous pouvons aborder l'étude des propriétés physiques et chimiques des tissus. Nous examinerons d'abord les propriétés physiques.

Dans les êtres vivants, on trouve des parties *solides* et des *fluides*, en réunissant sous ce dernier nom les *liquides* et les *gaz* qui ont en commun l'extrême mobilité de leurs particules (**). Nous nous occuperons d'abord des fluides et nous étudierons les gaz en premier lieu.

(*) La Commission internationale de contrôle des instruments enregistreurs et d'unification des méthodes en physiologie, réunie en septembre 1900, à Turin, s'est encore prononcée pour l'emploi de ces unités et non du joule.

(**) Une division plus rationnelle des corps est, nous le verrons plus loin, celle-ci :

$$\text{Etat} \ldots \left\{ \begin{array}{l} \text{cristallin} \ldots \left\{ \begin{array}{l} \text{liquide.} \\ \text{solide.} \end{array} \right. \\ \\ \text{amorphe} \ldots \left\{ \begin{array}{l} \text{gazeux.} \\ \text{liquide.} \\ \text{solide.} \end{array} \right. \end{array} \right.$$

Voir au § II traitant des solides (p. 51).

I. — PROPRIÉTÉS PHYSIQUES.

§ 1. — PROPRIÉTÉS DES FLUIDES.

1° Gaz.

Un gaz tend à remplir *complètement* l'espace qui lui est offert et, en l'absence de forces extérieures, il le remplit d'une façon uniforme, homogène. Donc, si un obstacle l'empêche d'augmenter de volume, il tendra à chasser devant lui cet obstacle. Cela se traduit par la pression qu'il exerce sur les parois du vase qui le renferme.

Introduit-on dans le même espace une nouvelle quantité du même gaz, ou d'un ou de plusieurs autres gaz (sans action chimique sur le premier), chaque quantité se conduit comme si elle était seule : elle tend à se répandre uniformément dans tout l'espace et elle exerce sa pression indépendamment des autres ; si l'on a introduit dans le récipient une quantité de gaz égale à celle qui s'y trouvait déjà, la pression sera, par conséquent, doublée. S'il s'agit de gaz différents, ils se pénètrent donc et se mélangent d'une façon parfaite l'un avec l'autre et, s'il n'y a pas entre eux d'action chimique, cela se fait sans perte ni gain de chaleur.

Si l'on admet l'hypothèse de la constitution moléculaire de la matière, il résulte de la faible densité des gaz que leurs molécules sont extraordinairement éloignées les unes des autres, au point de ne pas exercer d'action mutuelle notable, et qu'elles tendent à s'éloigner toujours davantage. De là, précisément, la facilité des gaz à se pénétrer mutuellement et de là aussi la simplicité des lois auxquelles ils obéissent.

Les gaz sont soumis à quatre lois physiques fondamentales, que nous allons exposer en les formulant de façon spéciale :

1. LOI DE BOYLE ET MARIOTTE. — Si l'on comprime 1 litre de gaz jusqu'à ce qu'il n'occupe que la moitié de ce volume, cela revient à introduire dans l'espace déjà occupé par une certaine masse

gazeuse une nouvelle masse égale à la première. Chacune se conduisant comme si elle était seule, leurs pressions s'ajoutent : la pression dans le demi-litre sera donc le double de ce qu'elle était dans le litre.

Par suite, nous pouvons formuler la loi : *A température constante, la pression d'une masse gazeuse est* inversement proportionnelle au volume qu'elle occupe, c'est-à-dire donc *proportionnelle à sa concentration.*

Soient

$$p \text{ et } v, \quad p_1 \text{ et } v_1, \quad p_2 \text{ et } v_2, \quad \text{etc.},$$

les pressions et volumes correspondants ; on a

$$pv = p_1v_1 = p_2v_2 = \cdot\cdot\cdot = \text{constante} \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (1)$$

Donc le *produit de la pression par le volume d'un gaz est une quantité constante.*

2. LOI DE DALTON. — Pour les mêmes raisons, *la pression totale d'un mélange de deux ou plusieurs gaz est égale à la somme des pressions que chacun exercerait s'il remplissait le récipient à lui seul.*

Soit P cette pression totale et soient p, p_1, p_2... les pressions individuelles des gaz pris séparément. On a la formule :

$$P = p + p_1 + p_2 + \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (2)$$

3. Pour des gaz se dissociant, il faut naturellement tenir compte de la *dissociation.* Tout gaz qui s'est totalement dissocié, en deux autres, par exemple, agit désormais comme s'il était constitué de deux gaz distincts : ainsi NH_4Cl se comporte comme $NH_3 + HCl$. Dès lors, sa masse exerce, à volume égal, une pression double — ou occupera, à pression égale, un volume double.

Tout dédoublement de la molécule gazeuse en deux molécules nouvelles, amène un doublement de la pression.

Si toutes les molécules du gaz ne se dissocient pas, mais seulement une partie d'entre elles, ce n'est évidemment que la fraction correspondante de la pression totale qui se trouve doublée.

4. Loi de Gay-Lussac et Dalton. — *A volume constant, la pression de tout gaz augmente, par degré de température, d'une quantité constante.* Nous appellerons celle-ci α. Elle se trouve être égale au $\frac{1}{273} = 0.003663$ de la pression que ce gaz exercerait dans le même volume à 0° C.

Si, au contraire, on maintient la pression constante, alors, en vertu de (1), c'est le volume qui augmentera de cette manière, c'est-à-dire que *tous les gaz se dilatent uniformément, pour chaque degré centigrade, de* $\frac{1}{273}$ *de leur volume à 0° C.*

Soient p_0 et v_0 la pression et le volume à 0° C, P et V la pression et le volume à t :

a) Si le volume est constant et reste égal à v_0, on a :

$$P = p_0 + \alpha p_0 t = p_0(1 + \alpha t) = p_0\left(1 + \frac{t}{273}\right) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (3)$$

b) Si la pression est constante et reste égale à p_0, on a :

$$V = v_0 + \alpha v_0 t = v_0(1 + \alpha t) = v_0\left(1 + \frac{t}{273}\right) \quad . \quad . \quad . \quad . \quad (4)$$

c) Si le changement de température s'est fait avec variation simultanée de volume et de pression, il y aura à t un volume v et une pression correspondante p. D'après (1), on a la relation :

$$pv = Pv_0 = p_0V = \text{constante}.$$

Remplaçant P ou V par leur valeur tirée de (3) ou (4), il vient :

$$pv = p_0v_0(1 + \alpha t) = p_0v_0\left(1 + \frac{t}{273}\right).$$

Introduisons à présent une notion nouvelle : la *température absolue.* Comptons les températures, non plus à partir de 0° C, mais à partir de — 273° qu'on appelle le zéro absolu. Cette température, qui semblait complètement hors de notre portée il y a peu d'années encore (*), a été singulièrement approchée dans ces derniers temps.

(*) Ostwald, *Lehrbuch der allgemeinen Chemie,* I, p. 141.

Dans ses expériences sur la solidification de l'hydrogène, Dewar(*) a atteint approximativement la température de — 258°.

Nommons T les températures absolues, ainsi comptées. T a pour valeur :

$$T = t + 273,$$

d'où

$$t = T - 273.$$

Dans l'équation posée plus haut, substituons t par cette valeur :

$$pv = p_0 v_0 \left(1 + \frac{T - 273}{273}\right) = \frac{p_0 v_0}{273} T \quad \ldots\ldots \quad (5)$$

Nous avons ainsi une relation tout à fait générale applicable aux gaz : le produit de p par v est égal à une constante $p_0 v_0$ multipliée par la constante $\frac{1}{273}$ et par la température absolue.

Ces lois ne sont pas rigoureuses : elles présentent de petits écarts, d'autant plus marqués que v est plus petit et p plus grand. Elles n'en sont pas moins capitales, comme nous le verrons encore dans la suite.

On sait que cette similitude remarquable dans la conduite des gaz les plus divers, en même temps que les relations entre leurs densités et la simplicité des rapports en volume suivant lesquels ils se combinent, ont conduit le chimiste italien Avogadro à une hypothèse ingénieuse et aujourd'hui généralement acceptée. D'après elle, l'unité de volume de tous les gaz contient, dans les mêmes conditions de température et de pression, le même nombre de molécules. Par conséquent, leurs densités sont proportionnelles à leurs poids moléculaires.

Un même nombre de molécules de tout gaz exerce dans l'unité de volume, à une température déterminée, une même pression.

(*) DEWAR, *Ann. de Phys.*, octobre 1899.

Nous pouvons traduire ce phénomène de façon symbolique en attribuant à toutes les molécules une même pression moyenne :

Une molécule de tout gaz exerce, dans l'unité de volume, à une température donnée, une même pression.

Nous ne pouvons prendre 1 molécule de gaz, mais nous pouvons, en acceptant l'hypothése d'Avogadro, en prendre des nombres égaux chez divers gaz : il suffit pour cela de prendre de chacun d'eux 1 *molécule-gramme* ou, comme on dit aussi, 1 *mole*, c'est-à-dire un poids égal au poids moléculaire du corps exprimé en grammes, soit, par exemple :

2 grammes H_2
32 grammes O_2
28 grammes N_2
18 grammes H_2O (vapeur).

Appliquons à la notion de 1 mole la loi générale que nous avons trouvée plus haut :

$$pv = p_0v_0 \frac{T}{273} = \frac{p_0v_0}{273} T.$$

Appelons R la fraction $\frac{p_0v_0}{273}$ pour 1 mole d'un gaz quelconque; pour 1 mole, on a donc la relation :

$$pv = RT.$$

Or, on peut aisément calculer, d'après les densités connues des gaz dits permanents, que *1 mole, occupant l'espace de 1 litre, exerce à 0° une pression de 22.42 atmosphères,* c'est-à-dire que si on comprime un gaz à 22.42 atmosphères, dans 1 litre on peut en mettre une quantité égale au poids moléculaire exprimé en grammes. De là nous tirons quant à R :

$$R = \frac{p_0v_0}{273} = \frac{22.42 \times 1}{273} = 0.0821.$$

Donc, à une température quelconque, si nous comptons les pressions p en atmosphères et les volumes v, occupés par 1 mole, en litres, nous aurons :

$$pv = \frac{22.42}{273}\,T = 0.0821\ T.$$

Mais si nous voulons rester dans le système C.G.S., nous devons exprimer les volumes en centimètres cubes et les atmosphères en tonies.

Tout d'abord, il nous faudra compter les v en centimètres cubes :

On sait que

$$v_{cm^3} = 1000\ v_{litres}$$

d'où

$$v_{litres} = \frac{v_{cm^3}}{1000}$$

et R devient

$$R = 0.0821 \times 1000 = 82.1.$$

La formule devient donc :

$$pv_{cm^3} = 82.1\ T.$$

La transformation de l'atmosphère en unités C. G. S. est plus délicate. Comme on sait, l'*atmosphère* est la pression faisant équilibre et égale à une colonne de mercure de 76 centimètres, au niveau de la mer et à la latitude 45°. C'est une unité irrationnelle, car sa valeur varie avec l'altitude. Introduisons donc notre unité rationnelle de pression dans le système C.G. S., c'est-à-dire la *dyne par centimètre carré* ou *tonie*. Mais cette unité étant fort petite, pour éviter de trop grands nombres employons plutôt un multiple : la *myriodyne par centimètre carré* ou *myriotonie*, qui sera représentée par le symbole $\bar{M}$.

Il faut, dans notre équation, traduire en cette unité les pressions p exprimées en atmosphères. Nous aurons :

$$p_{\bar{M}}\, v_{cm^3} = R_1 T.$$

Calculons 1 atmosphère en myriotonies. D'après la définition que nous venons de donner de l'atmosphère, la valeur de celle-ci est, en myriotonies (*) :

$$1 \text{ atm.} = \frac{g \times \text{densité Hg} \times 76}{10000} = \frac{980.6 \times 13.5956 \times 76}{10000} = 101.322\overset{\tau}{\mathrm{M}}$$

$$= 1013220 \text{ tonies} = 1.01322 \text{ mégatonie } (^{**}).$$

Puisque 1 atmosphère $= 101.322\ \overset{\tau}{\mathrm{M}}$, le chiffre de la pression en atmosphères doit être multiplié par 101.322 pour avoir la même pression en myriotonies :

$$p_{\underset{\mathrm{M}}{\tau}} = p_{\mathrm{atm}} \times 101.322$$

$$p_{\mathrm{atm}} = \frac{p_{\underset{\mathrm{M}}{\tau}}}{101.322}.$$

Introduisons cette valeur dans la relation

$$p_{\mathrm{atm}}\, v_{\mathrm{cm}^3} = \mathrm{RT} = 82.1\ \mathrm{T},$$

et nous aurons

$$\frac{p_{\underset{\mathrm{M}}{\tau}}}{101.322}\, v_{\mathrm{cm}^3} = 82.1\ \mathrm{T},$$

d'où

$$p_{\underset{\mathrm{M}}{\tau}}\, v_{\mathrm{cm}^3} = \mathrm{R_1T} = 8318.5\ \mathrm{T}.$$

En transformant les centimètres cubes en litres, on obtient :

$$p_{\underset{\mathrm{M}}{\tau}}\, v_{\mathrm{litres}} = 8.3185\ \mathrm{T} = 8.32\ \mathrm{T} \textit{ approximativement},$$

formule exprimant donc que pour un gaz la relation pour 1 mole

---

(*) Nernst (p. 44) donne pour g à 45° : 980,6; Everett (p. 19) donne 980,635; Ostwald (I, p. 165), 980.533. Pour la densité de Hg, Nernst (p. 44) donne 13.596; Everett (p. 32), 13.5956; Ostwald (I, p. 166), 13.5953.

(**) On voit par là que l'atmosphère diffère peu d'une mégatonie ou un million de tonies; donc 1 tonie vaut environ 1 millionième d'atmosphère, et 1 myriotonie environ $\frac{1}{100}$ d'atmosphère.

entre la pression énoncée en myriotonies et le volume en litres est représentée par la constante 8.32 multipliée par la température absolue.

S'il y a n moles d'un même gaz ou de divers gaz, on a pour chacune

$$pv = \mathrm{RT}$$

et pour leur somme donc

$$\mathrm{PV} = n\mathrm{RT}.$$

2° Liquides.

Les liquides ont en commun avec les gaz la grande mobilité de leurs particules et la propriété, qui en résulte, de transmettre également des pressions dans tous les sens. Mais ils présentent un frottement intérieur bien plus considérable, c'est-à-dire qu'un travail notable est nécessaire pour déplacer les particules les unes par rapport aux autres : aussi ne tendent-elles pas, comme c'est le cas chez les gaz, à fuir et occuper tout l'espace qui leur est offert.

A. — Tension superficielle.

De lui-même, le gaz ne tend à prendre aucune forme définie et, soustrait à la pesanteur et autres forces extérieures, il présente, dans toute sa masse, une parfaite homogénéité. Le liquide, au contraire, soustrait à ces mêmes forces, prend, de lui-même, une forme définie qui est la *sphère*, et cela sous l'influence de forces qui façonnent en quelque sorte sa surface. Nous verrons que ces forces figuratives ont une grande importance chez les êtres vivants.

Plateau a imaginé une belle expérience pour démontrer qu'un liquide soustrait à la pesanteur prend la forme sphérique. A l'aide d'une pipette, il introduit une certaine quantité d'huile au sein d'une solution de même densité d'eau et d'alcool : l'huile, sur laquelle la pesanteur n'a, dans ces conditions, pas d'action, prend la forme d'une sphère flottant librement dans le liquide.

Si l'on admet — ce qui paraît l'interprétation la plus simple de la différence entre les liquides et les gaz — qu'il y a entre les particules du liquide une attraction, très forte à petite distance, mais diminuant très rapidement et devenant sensiblement nulle à la distance où se trouvent les molécules gazeuses, on reconnaît que pour une molécule dont la sphère d'activité est A, située dans la profondeur du liquide (fig. 1), toute attraction s'exerçant dans la sphère moléculaire qui l'entoure sera contrebalancée par une action inverse, que les actions moléculaires se neutralisent deux à deux : attirée également en tous sens, la molécule ne tend pas à se déplacer. Mais les molécules superficielles, dont la sphère d'activité est B, ne sont pas dans les mêmes conditions ; la sphère d'attraction qui agit sur elles étant incomplète, la résultante de toutes les attractions ne sera pas nulle : elle existera réellement et, par raison de symétrie, sera normale à la surface et dirigée vers l'intérieur ; par conséquent, les molécules superficielles B seront attirées vers l'intérieur de la masse liquide. Il en résulte que chaque fois qu'une des molécules voisines de la surface pourra se déplacer vers l'intérieur, elle le fera ; au contraire, il faudra un effort considérable pour amener une molécule à la surface. Le phénomène de déplacement cessera et l'équilibre sera atteint quand la surface libre sera la moins grande possible, ou, plus précisément, sera telle que toute petite déformation l'agrandisse : c'est ce qu'on nomme une *surface minimum*. Le résultat

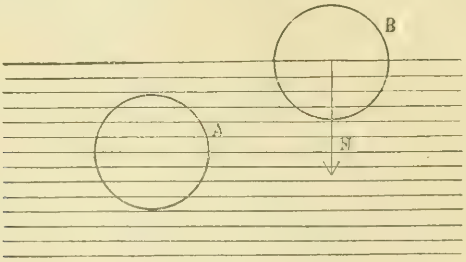


Fig. 1.

est important : c'est que le liquide, soumis aux seules forces moléculaires, *tendra à présenter une surface minimum.*

Même sans faire d'hypothèses sur la constitution moléculaire des liquides, il est facile de s'assurer expérimentalement que le liquide tend à diminuer le plus possible sa surface, que celle-ci se conduit comme une membrane élastique tendue. Quelle que soit la vraie nature des forces moléculaires, leur résultante, comme l'a déjà clairement exprimé en 1804 le physicien anglais Thomas Young, est une *force contractile* ou *tension superficielle* qui siège dans la couche superficielle du liquide.

Les considérations qu'on vient d'indiquer relativement aux molécules situées à la surface libre d'un liquide sont aussi applicables à la surface de séparation de deux liquides ne se mélangeant pas et dans lesquels les actions moléculaires ne sont pas identiques (fig. 2). Pour une molécule placée à la limite des liquides A et B, les effets ne se neutralisent pas. Mais comme les deux surfaces ne peuvent se séparer l'une de l'autre, il s'établira à leur limite une certaine contraction moyenne. A la limite de deux liquides non miscibles, il y a donc aussi une tension superficielle, qui sera, en général, intermédiaire entre les tensions superficielles des deux liquides considérés.

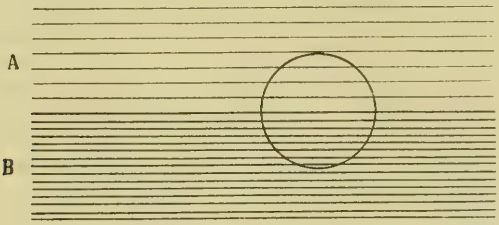


FIG. 2.

Par divers procédés, on est parvenu à trouver l'épaisseur de la couche superficielle en question, qui est évidemment fort mince par suite de la petitesse du rayon d'action des forces moléculaires. L'épaisseur de cette couche est d'environ $\frac{1}{20}\mu$, soit environ

0$^{\text{mm}}$00005 ou 0,05 μ : ce chiffre représente donc le *rayon d'activité sensible des forces moléculaires.*

A l'aide de certaines expériences faciles à réaliser, il est aisé de mettre en évidence la tension superficielle des liquides, grâce à laquelle ils sont comme enveloppés d'une lamelle que l'on peut, par exemple, comparer à une lame de caoutchouc tendue. Voici quelques-unes de ces preuves expérimentales :

a) Si l'on trempe dans l'eau un pinceau à poils fins, on voit les poils s'étaler dans le liquide. Retirons le pinceau de l'eau : ils se rapprochent l'un de l'autre, attirés par la force contractile.

b) Si l'on prend un anneau de cuivre, plus dense que l'eau, on peut le faire flotter sur celle-ci, à condition de l'y déposer avec précaution : le poids de l'anneau détermine à son voisinage une légère dépression de la surface du liquide, amenant une réaction inverse, dirigée de bas en haut, et qui fait équilibre au poids. Il en est de même si l'on dépose sur l'eau une toile métallique.

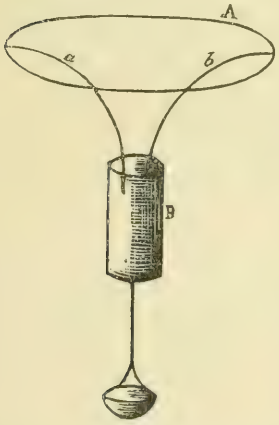


Fig. 3.
(D'après Van der Mensbrugghe.)

c) Prenons un tamis ordinaire et, après en avoir paraffiné les fils afin qu'ils ne soient pas mouillés, versons-y de l'eau. Le liquide ne s'écoulera pas, bien que le réseau criblé soit intact, comme nous le prouvons aisément en imprimant un choc au tamis : l'eau passe alors par les trous.

d) Le physicien bien connu Van der Mensbrugghe a imaginé un petit appareil fort démonstratif (voir fig. 3). Ce flotteur présente deux positions d'équilibre : la première est celle résultant du poids du système ; la deuxième s'obtient en enfonçant l'appareil sous l'eau, de façon que l'anneau en fil de fer supérieur se trouve immédiatement sous la surface de l'eau. La tension régnant dans la couche superficielle du liquide suffit à retenir le flotteur dans cette position. Nous pouvons le démontrer en diminuant la tension superficielle du liquide ; il nous suffira pour cela d'étaler à la surface de l'eau une goutte d'éther ou de naphte, ou simplement d'en approcher une éponge imbibée de l'un de ces produits : la force retenant le flotteur dans la position d'équilibre 2 sera diminuée et l'appareil reprendra la position 1.

La tension superficielle peut se mesurer par divers procédés.

Le plus simple consiste à déposer à la surface du liquide un anneau, par exemple, et à mesurer à l'aide de contrepoids l'effort nécessaire pour l'en détacher. Cet effort est employé ici à vaincre la double tension existant sur les deux faces de la lamelle liquide soulevée. On arrive ainsi à trouver quelle est la force qu'il faut faire agir dans le plan de la lamelle et perpendiculairement à chacun de ses éléments linéaires : la moitié de cette force par unité de longueur servira de mesure à la tension superficielle.

Celle-ci varie d'un liquide à l'autre ; elle dépend aussi du milieu auquel la surface liquide confine (air, CO_2, H, etc.), de la propreté de celle-ci, des substances dissoutes dans le liquide, de la température, etc. ; mais dans des conditions identiques elle est absolument constante.

Voici (voir tableau p. 20) pour quelques liquides les valeurs de la tension superficielle à 20° C. en dynes (*) par centimètre de longueur, à la surface limite avec l'air d'une part, l'eau de l'autre.

Les variations que nous avons indiquées plus haut sont assez grandes. La dissolution de sels dans le liquide augmente en général légèrement la tension superficielle, tandis que celle de matières organiques la diminue.

La température exerce une influence notable également. La tension superficielle d'une lame liquide diminue quand la température s'élève ; elle augmente quand celle-ci s'abaisse ou lorsque la lame se solidifie.

(*) Rappelons qu'une dyne (c'est-à-dire la force qui donne à la masse de 1 gramme une accélération de 1 centimètre par seconde) est un peu supérieure au poids de 1 milligramme, soit, à la latitude 45°, $\frac{1}{0,9806} = 1.0198$ ou environ $1^{mgr}02$.

	TENSION SUPERFICIELLE en dynes par centimètre à la surface limite avec :	
	Air.	Eau.
H_2O	81	0
Hg	540	418
CS_2	32.1	41.75
$CHCl_3$	30.6	29.5
C_2H_5OH	25.5	—
Essence de térébenthine . .	29.7	11.55
Ether	18.4	—

En passant, disons que ces questions de tension superficielle ont une importance considérable pour les êtres vivants. Il serait très intéressant de déterminer la tension superficielle d'un protoplasme vivant, par exemple chez les Myxomycètes, ou bien celle du protoplasme isolé par le procédé d'af Klercker dont nous parlerons plus loin.

Il est clair que la tension superficielle des liquides se manifestera avec une netteté particulière dans les lamelles liquides minces, puisqu'ici elle existe sur chacune des deux surfaces et que le poids du liquide est à peu près négligeable. Aussi est-ce avec les lames liquides qu'on peut démontrer de la façon la plus frappante la tension superficielle. Van der Mensbrugghe (*) a réalisé, à l'aide de lames savonneuses (**), des expériences fort belles, bien que

---

(*) G. VAN DER MENSBRUGGHE, *Sur la tension des lames liquides.* (BULL. DE L'ACAD. ROY. DES SCIENCES DE BELGIQUE [2], XXII, p. 308, 1866.)

(**) Liquide glycérique de Plateau.

très simples et faciles à répéter. Formons sur un support quadrangulaire (fig. 4) une lame mince; déposons-y avec précaution un contour fermé en fil de soie fin que nous avons préalablement mouillé entièrement de liquide glycérique : la forme du contour dans ces conditions est irrégulière, indifférente, puisqu'à l'intérieur comme à l'extérieur, il y a même tension et même liquide. Mais si nous crevons la lame liquide à l'intérieur du contour, celui-ci affecte brusquement la forme d'une circonférence parfaite. En effet, les forces moléculaires agissant à l'extérieur de l'anneau ne sont plus contrebalancées par les forces qui agissaient dans la lame interne, et tendent à faire prendre à la lame externe la surface la plus petite possible : elles tirent donc également en tous sens le contour qui, dans ces conditions, prend nécessairement la forme circulaire. Au lieu d'un contour libre déposé sur la lame liquide, nous pouvons employer le dispositif que voici (fig. 5). En deux points quelconques du support, nous fixons les extrémités d'un fil de soie fin, puis nous plongeons ce système dans le liquide glycérique et, en le retirant, nous obtenons une lame plane où flotte le fil sans affecter de

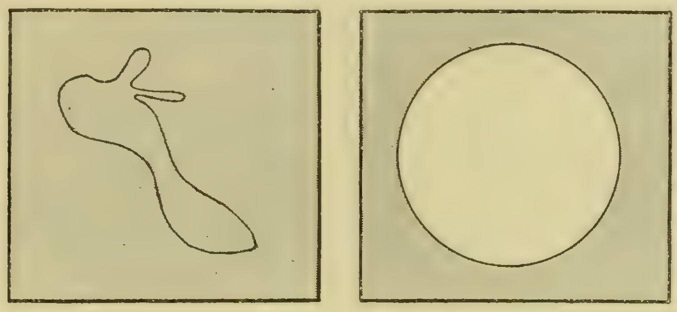


FIG. 4.

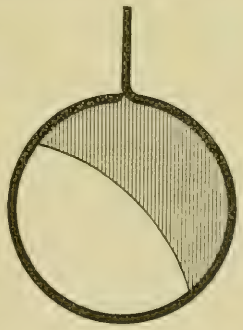


FIG. 5.
(D'après Boys.)

forme régulière. Crevons alors la portion de la lame comprise entre le fil de soie et la partie voisine du support. Aussitôt le contour s'arrondit suivant un arc de cercle parfait. La lame restante occupe, comme dans la première expérience, la surface la plus petite possible, comme le démontre la géométrie, et cela en raison de la tension superficielle du liquide.

Tâchons d'établir les *formules* élémentaires relatives à la tension superficielle.

Dans une surface liquide homogène, la tension est partout la même. Chaque molécule est donc tirée tangentiellement en tous sens de la même manière.

Considérons un tube capillaire plongeant verticalement dans l'eau ou dans un autre liquide mouillant la paroi du tube. Nous constatons que le liquide à l'intérieur du tube capillaire s'élève à une certaine hauteur h au-dessus du niveau du liquide environnant.

La force exercée par la tension capillaire doit équilibrer le poids du liquide soulevé. Donc

$$2\pi r\gamma = \pi r^2 hd$$

d étant la densité du liquide par rapport à l'eau. D'où

$$\gamma = \frac{rhd}{2} \quad \text{et} \quad h = \frac{2\gamma}{rd}.$$

La hauteur d'ascension est donc inversement proportionnelle au rayon du tube capillaire.

Si au contraire le liquide ne mouille pas la paroi du tube, comme c'est le cas pour le mercure dans un tube de verre, on constate une dépression au lieu d'une ascension capillaire.

Chaque molécule se trouvant dans la couche superficielle, dont l'épaisseur égale le diamètre de la sphère d'attraction des molécules, est attirée vers l'intérieur de la masse liquide par une force qui est d'autant plus grande que la molécule se trouve plus près de la surface. De l'ensemble de ces forces attractives résulte, comme réaction, une pression exercée par la couche superficielle sur le liquide sous-jacent; la direction de cette pression sera partout perpendiculaire à la surface du liquide.

Pour une surface plane, nous représentons par N le nombre de dynes de cette pression par centimètre carré. Pour une surface convexe, elle est plus grande que N, soit N + Q; pour une surface concave elle est plus petite que N, soit N — Q. On démontrerait mathématiquement qu'en un endroit déterminé

$$Q = \gamma\left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'}\right),$$

ρ et ρ' étant les rayons de courbure principaux (*) de la surface en cet endroit.

Dans le cas d'une sphère, ρ et ρ' étant tous les deux égaux au rayon R de la sphère, on aura :

$$Q = \frac{2\gamma}{R}.$$

Étudions à présent des lames liquides très minces et non plus des masses liquides. Nous les supposerons assez minces pour pouvoir négliger leur pesanteur, et les deux courbures les limitant peuvent être regardées comme ayant sensiblement la même valeur.

(*) On entend par la courbure d'une courbe en un point déterminé la réciproque du rayon du cercle qui s'applique le mieux possible à la courbe en ce point et auquel on donne le nom de cercle osculateur. Le rayon de ce cercle s'appelle rayon de courbure; il est compté positif pour les parties concaves vers l'axe des x, négatif pour les parties convexes.

Le calcul différentiel montre qu'en un point déterminé d'une surface la moyenne des courbures de deux courbes obtenues par l'intersection de cette surface avec deux plans perpendiculaires l'un sur l'autre et passant par la normale en ce point sur la surface, est constante et égale à la moyenne de la plus grande et la plus petite courbure.

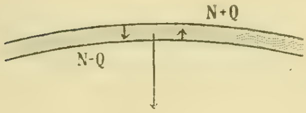


Fig. 6.

Pour la surface supérieure, convexe vers le liquide, la pression est N + Q, dirigée vers l'intérieur de celui-ci; pour la face inférieure, concave vers le liquide, c'est N — Q, dirigée vers l'intérieur également, donc en sens opposé à la précédente. La résultante totale, dirigée vers le bas, est donc égale à la pression de la surface convexe diminuée de celle de la surface concave, soit :

$$(N + Q) - (N - Q) = 2Q$$

que nous pouvons encore représenter, en introduisant la valeur de Q :

$$2Q = 2\gamma\left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'}\right).$$

Il y a donc dans les masses liquides et dans les lames liquides minces des phénomènes d'équilibre et des phénomènes de mouvement.

α. Phénomènes d'équilibre.

Soit une masse liquide de forme quelconque. Pour qu'il y ait équilibre, il faut qu'en tous les points de la surface la pression vers l'intérieur soit égale, c'est-à-dire que N + Q soit une constante pour tous les points. Cette pression doit être équilibrée par la pression hydrostatique partout égale du liquide.

Si nous avons affaire à une lame liquide mince, il faut de même que la pression Q soit en chaque point la même, sans quoi il y aurait des déplacements dus aux inégalités de cette pression. La formule générale de l'équilibre des lames minces est donc :

$$Q = \gamma\left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'}\right) = \text{constante.}$$

Deux cas sont à considérer, selon que la membrane est homogène ou ne l'est pas :

1° Si la membrane est *homogène*, γ est constant et la condition d'équilibre est par conséquent : $\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'} =$ constante, c'est-à-dire que la courbure de la surface doit être constante. On appelle *surface minimale* une surface répondant à cette condition (*).

Si la lame est close, comme c'est par exemple le cas pour une bulle de savon, alors la pression due à la courbure de la surface sera équilibrée par la pression qu'exerce l'air emprisonné, et pour qu'il y ait équilibre, il suffit que la pression de la surface soit, comme nous venons de le voir, constante et partout égale à celle de l'air.

Mais si la lame est ouverte ou soumise de part et d'autre à des pressions égales, rien ne fait plus équilibre à un excès de pression de la lame dirigée d'un côté. Dans ce cas, l'équilibre est soumis à des conditions encore plus étroites. Il ne suffit pas que la pression soit constante, il faut nécessairement, pour qu'il y ait équilibre, que cette pression soit nulle, c'est-à-dire que l'on ait : $\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'} = 0$. Il faut donc que la courbure moyenne soit nulle : une telle figure est ce que Ribaucour a appelé un *élassoïde*.

2° Si la membrane est *hétérogène*, alors γ est variable et la condition d'équilibre est $\gamma\left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'}\right) =$ constante. Il faut donc que γ et $\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'}$ varient en sens inverse l'un de l'autre : la courbure moyenne doit être en chaque point en raison inverse de la tension superficielle, ou bien la courbure moyenne doit être partout nulle.

Faisons quelques applications des principes que nous venons d'exposer.

Dans une bulle de savon, nous réalisons le cas d'une lame close homogène que nous avons étudié plus haut. — Dans le cas d'une lame ouverte, avons-nous vu, il faut, pour qu'il y ait équilibre, que la courbure moyenne soit nulle. Si donc sur un fil de fer ondulé nous formons une lame liquide, celle-ci présentera en chaque point une courbure inverse de celle du fil, de façon que la résultante soit nulle. Cela se démontre aisément à l'aide de contours en S, en forme de selle, d'hélicoïde, etc. Dans tous ces cas, la courbure moyenne est égale à zéro.

(*) Parce que, parmi toutes les surfaces limitées par un même contour, ce sont celles qui présentent la plus petite superficie.

Si cette courbure, au contraire, n'est pas nulle, elle exercera nécessairement une pression dans un sens donné, c'est-à-dire dirigée vers la concavité de la lame, et cette pression, d'après ce que nous avons vu, est égale à 2 Q. Une lame liquide formée dans la partie conique d'un entonnoir, et qui sera donc convexe vers l'extérieur, répondra à ces conditions. La partie tubulaire de l'entonnoir étant ouverte, la pression exercée par la lame courbe ne sera pas contrebalancée par la pression de l'air, et nous verrons la lame se rapprocher peu à peu du fond de l'entonnoir : ainsi sera déterminé un courant d'air chassé devant elle par la lame et dont nous démontrerons facilement l'existence en approchant de l'ouverture du tube la flamme d'une bougie, que nous arriverons même à éteindre ainsi.

Un autre procédé permettant de mettre en évidence l'existence de pressions à l'intérieur d'espaces limités par une lame ouverte est le suivant (fig. 7) : nous prenons deux tubes de verre en T reliés par une branche commune, fermée à l'aide d'un robinet; sur la branche inférieure de chacun d'eux nous produisons une bulle de savon, mais sur l'une la bulle est petite, sur l'autre elle est plus grosse. Les deux bulles restent en cet état. Mais si alors, en ouvrant le robinet qui ferme le tube commun, nous établissons une communication entre les deux tubes en T, donc aussi entre les deux bulles, nous voyons la plus petite d'entre elles diminuer peu à peu de volume, tandis que l'autre gonfle. Ce fait, qui au premier abord paraît assez étrange et tendrait à faire croire à une aspiration exercée par la grosse bulle, s'explique si

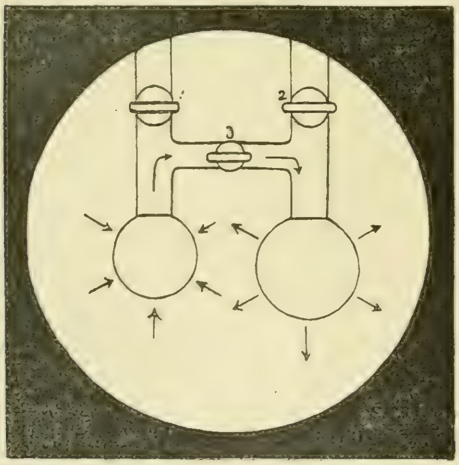


Fig. 7.
(D'après Boys.)

l'on songe que la petite bulle ayant un rayon plus petit présente aussi une courbure plus forte (la courbure est en raison inverse du rayon, avons-nous vu), et, par conséquent, cette bulle qui, maintenant que la communication entre les deux tubes est établie, représente une lame courte ouverte, exerce une pression plus forte que la lame à courbure moins prononcée qui constitue la paroi de l'autre bulle : elle chasse donc vers celle-ci l'air qu'elle renferme.

Il y a une infinité de surfaces à courbure moyenne constante, puisqu'on peut prescrire arbitrairement en chaque point l'une des courbures principales et régler l'autre en conséquence. Le problème prend un intérêt spécial au point de vue mathématique pour les surfaces dites *de révolution.* Leur nombre est limité et Plateau a démontré qu'il y en a seulement cinq : la *sphère* (avec le *plan* comme cas particulier), le *cylindre*, l'*onduloïde* (fig. 8), la

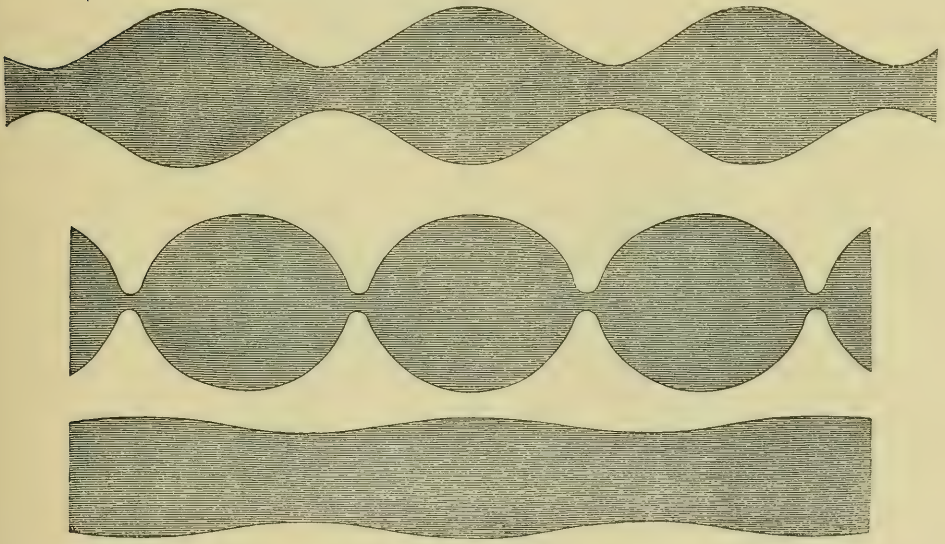


FIG. 8.
(D'après Plateau.)

nodoïde et la *caténoïde* (fig. 9). De ces cinq types, la nodoïde seule n'est pas réalisable en eau de savon. L'onduloïde se présente sous une forme plus ou moins étranglée : la limite en est d'une part le cylindre, de l'autre une série de sphères. La caténoïde est une

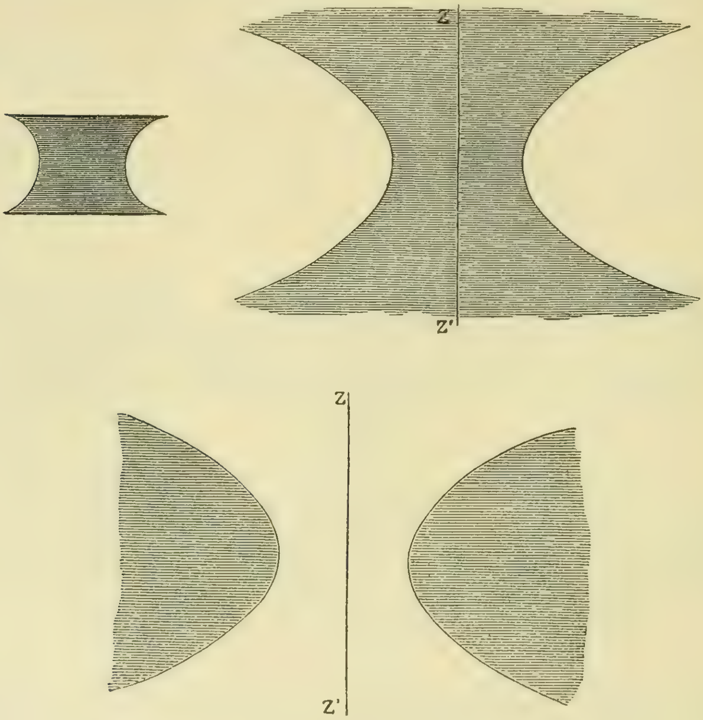


Fig. 9.
(D'après Plateau.)

surface dont la génératrice est la courbe transcendante appelée chaînette. Il est possible de transformer en un cylindre une sphère réalisée en eau de savon, et de passer de celui-ci à l'onduloïde ou à la caténoïde.

Quelle est la relation entre la courbure du cylindre et la courbure de calottes sphériques terminales? D'après ce que nous avons vu, il faut que le rayon de la sphère soit double de celui du cylindre pour qu'il y ait équilibre. En effet :

La courbure moyenne du cylindre

$$= \frac{1}{\rho_{\text{cyl.}}} + \frac{1}{\infty}.$$

La courbure de la calotte sphérique

$$= \frac{1}{\rho_{\text{sph.}}} + \frac{1}{\rho_{\text{sph.}}} \quad \text{ou} \quad \frac{2}{\rho_{\text{sph.}}}.$$

Il faut que l'on ait

$$\frac{1}{\rho_{\text{cyl.}}} = \frac{2}{\rho_{\text{sph}}}$$

pour qu'il y ait équilibre. D'où

$$\rho_{\text{sph.}} = 2\rho_{\text{cyl.}}$$

Au lieu d'envisager une seule lame liquide, voyons ce qui doit arriver quand plusieurs lames se rencontrent, formant ce que l'on appelle un *système laminaire.*

Lamarle théoriquement et Plateau expérimentalement ont établi les conditions d'équilibre de tels systèmes. Tous deux ont reconnu que, dans le cas d'un liquide homogène, il y a toujours dans les systèmes laminaires trois lames se rencontrant le long d'une même arête et faisant entre elles des angles dièdres égaux de 120°, cela aussi bien lorsqu'il s'agit de lames courbes que lorsqu'il est question de lames planes. Et de plus, en chaque point de concours des arêtes, il y en a toujours quatre qui se rencontrent dans l'espace en formant quatre angles plans égaux : ces angles plans répondent à la condition d'avoir pour cosinus la valeur $-\frac{1}{3}$, ce qui correspond à des angles de 109° 5 environ.

Ces conclusions de Lamarle et Plateau sont faciles à démontrer. Il suffit de produire au moyen d'eau de savon et d'une pipette de nombreuses bulles de savon pressées entre elles : en étudiant l'orientation des lames liquides, on s'assure qu'elles se rencontrent bien suivant les lois énoncées ci-dessus : ainsi l'on trouve trois arêtes en plan, une en profondeur. Des figures semblables s'obtiennent en laissant sécher une goutte étalée de collodion.

Lorsqu'une lame liquide s'attache à une autre lame plus résistante — une paroi solide par exemple — et dont la tension sera plus forte, les conditions d'équilibre ne sont, naturellement, plus les mêmes. Les deux cas peuvent se représenter de la façon suivante :

Représentons les trois lames se rencontrant suivant une arête commune par trois fils partant d'un même point et tiré chacun dans un sens, avec une force égale, par un homme : dans ce cas, le système sera fixe lorsque le prolongement de chacun des fils ainsi tendus coïncidera avec la bissectrice de l'angle que forment entre eux les deux autres fils; cet angle sera donc un angle de 120° : c'est ce que nous observons lorsque les lames liquides ont toutes la même résistance.

Mais supposons que l'une des trois personnes exerçant une traction sur les fils soit plus faible que les deux autres ou, pour prendre un cas extrême, que sa force soit nulle, ou à peu près, comparée à la leur. Qu'arrivera-t-il? C'est que les deux forces principales, que nous supposerons égales, tendront fortement les fils auxquels elles s'attachent et que ceux-ci se mettront sur le prolongement l'un de l'autre, sur une même ligne droite; la troisième force, nulle ou à peu près par rapport aux autres, tendra le troisième fil perpendiculairement à cette droite et le système sera ainsi en équilibre.

C'est le cas que nous rencontrons lorsqu'une lame liquide s'attache sur une lame solide par exemple. Van der Mensbrugghe a montré que par la théorie tout aussi bien que par l'expérience on arrive à la conclusion que, dans ces conditions, l'attache se fait à 90° et non à 120°, c'est-à-dire que la lame est perpendiculaire à la cloison préexistante. En répétant l'expérience citée il y a quelques instants : former de nombreuses bulles de savon accolées entre elles, nous constatons que sur les bords du récipient, là où les lames liquides s'attachent à celui-ci, — donc à une paroi solide, —

elles le font suivant un angle de 90° ou à peu près droit. Une jolie application de ce principe est celle-ci. Prenons un bouteille à goulot étiré graduellement et dont le fond est percé d'un trou dans lequel nous introduisons un tube nous permettant d'aspirer l'air contenu dans la bouteille. Formons dans le goulot une lame de savon; cette lame est plane et s'attache normalement à la paroi. Mais si à l'aide du tube nous aspirons de l'air, nous faisons en même temps entrer dans la bouteille la lame liquide, et dans la partie évasée nous lui voyons prendre une forme courbe, en « verre de montre ». L'explication de ce phénomène est bien simple; en effet, la lame doit à la fois satisfaire à deux conditions : être perpendiculaire à la paroi et présenter une courbure moyenne constante, et elle n'y peut réussir qu'en prenant la forme du « verre de montre ».

β. Phénomènes de mouvement.

Nous avons étudié jusqu'ici les phénomènes généraux d'équilibre se rattachant à la tension superficielle. Voyons maintenant les mouvements qu'elle peut provoquer par ses variations. Celles-ci peuvent être dues soit à des phénomènes chimiques, soit à des phénomènes thermiques, soit à des phénomènes électriques.

1° *Variations chimiques de la tension superficielle.* — Nous avons vu qu'outre la tension propre à chaque liquide (en contact avec l'air), il y a à considérer celle qui règne à la surface de contact de deux liquides différents, et que cette tension est autre que celle de chaque liquide pris séparément.

Déposons à la surface d'un liquide une petite quantité d'un autre liquide y adhérant : trois milieux sont donc en présence, les deux liquides et l'air. Les molécules internes sont en équilibre, mais sur tout le pourtour de la goutte règnent trois forces différentes :

γ, c'est-à-dire la tension existant à la limite de l'air 3 et du premier liquide 1, donc $\gamma_{1,3}$.

γ', tension entre l'air 3 et la goutte 2 : $\gamma_{2,3}$.

γ'', tension entre le liquide 1 et la goutte 2 : $\gamma_{1,2}$.

« La goutte sera en équilibre lorsque ces trois forces s'équilibreront ou, en d'autres termes, lorsque l'une quelconque d'entre elles sera égale et directement opposée à la résultante des deux autres. »

Si l'une des forces est plus grande que cette résultante, il ne peut naturellement pas y avoir fixité, et il en résulte un phénomène de mouvement, dans le sens de la moindre résistance.

Les trois forces γ, γ' et γ'' sont tangentes, la première à la surface libre du liquide 1, la deuxième à la surface libre de la goutte 2, et la troisième à la surface de contact des deux liquides.

Si l'une γ est plus grande que la résultante des deux autres γ' et γ'', la goutte s'étale sous l'influence de la traction γ.

Supposons, par exemple, qu'il s'agisse d'une goutte d'huile 2 déposée sur l'eau 1 et soit $\gamma_{1,3} = 81$, $\gamma_{2,3} = 40$, $\gamma_{1,2} = 25$, chiffres approximatifs. $\gamma_{1,3}$ est donc plus grand que la résultante de $\gamma_{2,3}$ et $\gamma_{1,2}$. La surface de l'eau tend donc à être la plus petite possible : ce qu'elle fait en étirant la goutte d'huile, et celle-ci s'étale (fig. 10) ; à proprement parler, il ne faudrait donc pas dire que l'huile « s'étale » sur l'eau, mais bien qu'elle est étalée par celle-ci. Il n'y a donc jamais moyen d'obtenir l'équilibre d'une goutte d'huile sur l'eau, à condition que celle-ci soit suffisamment propre. Ce fait a reçu une application bien connue : on utilise la propriété de l'huile de s'étaler sur l'eau pour réaliser, en cas de tempêtes sur mer, une zone tranquille autour des navires.

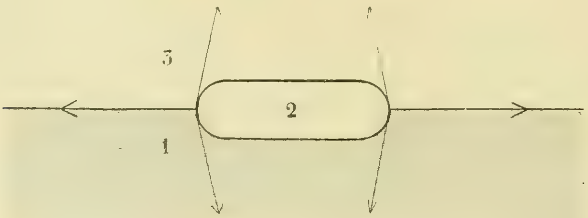


FIG. 10.

Il en résulte donc que lorsque deux liquides sont en contact, la surface libre est en général accaparée par celui dont la tension superficielle est la plus faible. Comme nous venons de le dire, l'huile s'étale sur l'eau; il en est de même pour l'essence de térébenthine.

L'expérience n'est pas réalisable de la même façon avec l'alcool ou l'éther; mais si l'on approche une baguette humectée d'éther d'une masse d'eau étalée sur une lame de verre, on voit le liquide reculer devant la baguette : en effet, l'action de l'éther amène une diminution de tension superficielle. Ce facteur intervient dans l'emploi de l'alcool pour chasser les bulles d'air, comme je l'ai exposé (*).

Nous avons supposé que le liquide 2 que nous avons déposé à la surface du liquide 1 le mouillait ou plutôt y adhérait. Qu'arrive-t-il s'il n'adhère pas du tout au substrat? Le résultat est alors précisément opposé. Soit une goutte d'eau déposée sur le mercure ordinaire (**) : la tension limite est nulle puisque les deux liquides n'adhèrent pas entre eux (fig. 11). La goutte est soumise a deux

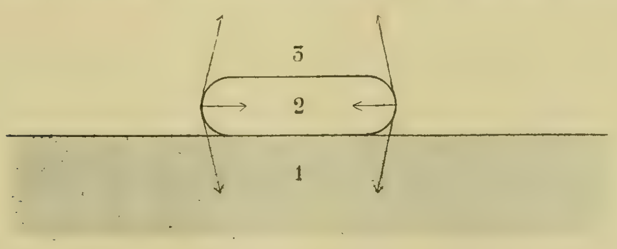


FIG. 11.

(*) L. ERRERA, *Comment l'alcool chasse-t-il les bulles d'air ?* (BULL. SOC. BELG. MICROSC., XIII, 1886, p. 69; reproduit dans le *Recueil Inst. Botan. Brux.*, II, 1906, p. 111.)

(**) Sur le mercure parfaitement pur, l'eau s'étale. « Une goutte d'huile s'étale rapidement sur de l'eau. Il en est de même d'une goutte d'eau sur du mercure *propre;* mais si la surface du mercure n'est pas tout à fait propre, la goutte d'eau reste en équilibre sur le mercure, sous la forme d'une lentille. » (O.-D. CHWOLSON, *Traité de physique*, trad. Davaux, t. I, fasc. 3, p. 608, 1907.) [Note ajoutée pendant l'impression.]

forces latérales qui ont une résultante dirigée vers l'intérieur et contrebalancée par la résultante des forces agissant au point opposé : dans ces conditions, la goutte est en équilibre. Mais si l'on approche de l'un des côtés une baguette humectée d'éther, on diminue ainsi la tension superficielle de ce côté : la goutte présentera alors vers la baguette un accroissement de courbure, puisque — nous l'avons vu — la condition d'équilibre est que le produit de la tension par la courbure soit une constante : si la tension diminue, la courbure doit donc nécessairement augmenter. On peut même, dans ce cas spécial, voir la goutte d'eau aller vers la baguette mouillée d'éther, et non la fuir comme nous l'avions observé lorsque l'eau adhérait au substrat.

Ceci nous donne la clef de phénomènes paraissant à première vue inexplicables.

Chaque fois qu'il y aura entre les divers points de la surface d'un liquide des inégalités chimiques de tension, il y aura des phénomènes de mouvement qui continueront aussi longtemps que ces inégalités seront suffisamment fortes. Par là s'expliquent les mouvements curieux d'un fragment de camphre que l'on met sur de l'eau très pure : le camphre se dissout dans le liquide mais la dissolution se fait de façon inégale en différents points de la surface, ce qui détermine nécessairement des différences de tension amenant les déplacements du morceau de camphre. Mais il suffit de toucher avec le doigt la surface de l'eau pour que le phénomène cesse : l'eau est en effet souillée par une minime quantité de substances grasses adhérant au doigt.

Les variations de tension permettent également d'expliquer le phénomène de l'amibe artificielle de Gad qu'on réalise comme suit : on prend une solution aqueuse de $NaCO_3$ ou d'un alcali quelconque et l'on dépose à sa surface une goutte d'huile que l'on peut d'abord colorer par l'éosine pour la rendre plus visible. La goutte d'huile ne tarde pas à présenter des phénomènes bizarres : elle se déforme, pousse en tous sens des « pseudopodes », prend les contours les plus irréguliers, de façon à simuler une amibe! L'explication de ces mouvements est simple. On sait, en effet, que lorsqu'on met en présence un alcali et un éther composé de la glycérine, de l'huile par exemple, l'éther se saponifie, c'est-à-dire qu'on obtient de la glycérine et un sel alcalin d'acide gras.

C'est précisément ce qui se produit en tous les points où la goutte d'huile est en contact avec la solution alcaline : l'huile se transforme peu à peu, mais comme cette transformation se fait irrégulièrement sur tout le pourtour, il en résulte des différences de tension qui sont alors cause des phénomènes de mouvement que nous avons observés.

Bütschli a pu réaliser, dans ses expériences célèbres sur les écumes, des phénomènes à variations de tension ne se produisant que très lentement, à mouvements continuels, qui ont permis de les comparer aux mouvements amiboïdes.

Citons encore les expériences de Quincke sur les variations de tension des liquides.

2° *Variations thermiques.* — La tension superficielle diminue avec l'élévation de la température, comme l'a montré Plateau. L'expérience que voici permet de s'en assurer aisément. On prend du sulfure de carbone CS_2 et l'on en saupoudre la surface de poudre de lycopode. Il suffit alors d'en approcher un corps à température plus élevée, le doigt tout simplement, pour voir se produire des courants — que permet de suivre la poudre de lycopode recouvrant la surface et entraînée par eux — s'écartant de l'endroit dont on approche la source de chaleur : cela parce que la tension du CS_2 est diminuée par cette élévation de température.

3° *Variations électriques.* — Lippmann a spécialement étudié les variations électriques de la tension superficielle, et ses recherches l'ont conduit aux deux lois suivantes :

1^re^ loi. La tension superficielle de la surface limite entre l'acide sulfurique dilué et le mercure est une fonction de la différence d'état électrique qui y règne.

2^me^ loi. Si l'on modifie par des moyens mécaniques la surface d'un liquide, une tension électrique s'y produit dans un sens tel que la tension superficielle qui en résulte s'oppose à la continuation du mouvement.

Helmholtz fait remarquer que toute modification de l'état électrique de la surface modifie les attractions et répulsions naturelles des molécules, qu'elle retentira donc sur la tension superficielle : de là découle la première loi de Lippmann. Il montre par des considérations analogues que l'on peut s'expliquer la deuxième loi également.

Ces lois trouvent leur application dans la jolie expérience de l'*amibe mercurielle*. Je désigne ainsi l'expérience suivante, indiquée par Ostwald (*), pour montrer les variations de la tension superficielle du mercure en fonction de la différence électrique qui règne à la surface de séparation de celui-ci et d'un liquide surjacent :

Mettons dans une capsule plate de porcelaine une goutte de mercure large de 5 centimètres environ, et recouvrons-la d'une couche de 1 centimètre environ de SO_4H_2 dilué (ou de NO_3H), auquel on a ajouté une minime trace de bichromate de potassium. Si du bord de la goutte de mercure, fortement aplatie, nous approchons avec précaution l'extrémité pointue d'un fil de fer, le Hg se contracte immédiatement. Par suite, il n'est plus en contact avec le fer, dont sa contraction l'éloigne. Il s'étale donc de nouveau, rencontre celui-ci, se contracte, et ainsi de suite. En fixant convenablement le fil de fer, on obtient des contractions régulières du mercure, des « pulsations », qui durent aussi longtemps qu'il y a encore dans le liquide acide de l'acide chromique (lequel se réduit peu à peu en sulfate de chrome). C'est la charge électrique que le mercure reçoit du métal attaqué par l'acide qui modifie sa tension superficielle et provoque la contraction observée.

Un cas particulier est celui-ci : si au lieu d'un fil de fer on emploie un fil de platine, on n'obtient aucune pulsation ; il en est de même si l'on touche le fil de platine au moyen de fer, aussi longtemps que celui-ci est hors du liquide acide ; mais dès qu'il arrive dans celui-ci, il transmet par contact au platine la faculté d'agir sur la goutte de mercure, et on l'obtient, en l'en approchant, des contractions très nettes. Si c'est avec un fil de zinc que l'on

---

(*) Ostwald, *loc. cit.*, II^1, p. 922, note.

touche le mercure, on obtient une secousse unique, puis la goutte ne réagit plus : « elle est tuée », comme disait originalement le regretté Clautriau. Cela est probablement dû à ce qu'il s'est formé un amalgame entre Hg et une trace de Zn. Dès lors, la goutte ne réagit plus lorsqu'on la touche avec le zinc, le fer ou le platine en contact avec du fer; en revanche, ceux-ci décomposent maintenant nettement l'acide lorsqu'on les plonge dans le liquide et il se produit un dégagement gazeux.

B. — **Cohésion et élasticité.**

Parmi les propriétés générales des liquides nous intéressant chez l'être vivant, il faut citer la *cohésion* et l'*élasticité,* qu'on néglige très souvent (*).

L'élasticité intervient lorsqu'on soumet un liquide à une compression, la cohésion lorsqu'on exerce sur lui une traction. Voici trois expériences mettant en évidence cette propriété :

1. Lorsqu'après ébullition prolongée du mercure dans un tube barométrique on renverse celui-ci dans le liquide, la hauteur à laquelle le mercure persiste dans le tube peut être supérieure à celle qui fait simplement équilibre à la pression atmosphérique.

2. Berthelot a montré que si à la température ordinaire on remplit presque en entier de liquide une ampoule où l'on a fait le vide et qu'on la chauffe de façon que l'ampoule soit occupée complètement par le liquide; et si alors on laisse le tout se refroidir, on constate que la température peut souvent s'abaisser de 6 à 8 degrés au-dessous de la température initiale avant que se produise le détachement ramenant le liquide à l'état primitif.

3. Osborn Reynold a montré la même chose pour un liquide que l'on soumet à l'action de la force centrifuge dans un tube en U : il a pu obtenir ainsi une tension de 5 atmosphères dans l'eau.

(*) G. Van der Mensbrugghe, *Sur les nombreux effets de l'élasticité des liquides* (Bull. de l'Acad. roy. des Sciences de Belgique, [3], XXXII, 1896, pp. 270 et 418). Dans la première note, l'auteur donne quelques exemples d'élasticité des liquides ; dans la seconde, il s'occupe des phénomènes de cohésion.

C. — **Viscosité.**

Sous le nom de *viscosité, frottement* ou *résistance interne*, on désigne la résistance plus ou moins grande que les molécules opposent à leur déplacement mutuel. Ce frottement, très petit chez les gaz, est très sensible dans les liquides. On le mesure par le travail nécessaire pour déplacer les molécules dans le liquide, soit que l'on déplace un solide — une aiguille aimantée, une palette, par exemple — dans le liquide au repos, soit que l'on fasse se déplacer le liquide le long d'une surface solide immobile.

Divers facteurs font varier la viscosité. La température a une notable influence sur celle-ci : en s'élevant, elle diminue, en général, le frottement intérieur. D'autres variations tiennent à la nature chimique du liquide. Ainsi pour les mélanges d'eau et d'alcool, d'eau et d'acide acétique, il y a, correspondant à une certaine proportion des deux corps, une *viscosité maximum* : elle coïncide approximativement avec la contraction maximum du mélange, mais se déplace un peu avec la température. En comparant diverses substances chimiques, on constate, en général, que le frottement intérieur, rapporté à une mole, diminue à mesure que le poids moléculaire s'élève.

Dans le cas des liquides coagulables, nos recherches faites sur des solutions de blanc d'œuf nous ont montré qu'aux températures élevées la viscosité diminue (*). Ewart (**) avait pourtant trouvé pour l'albumine de l'œuf un optimum de fluidité vers 60° C., puis la viscosité augmente de nouveau avec l'élévation de la température et à 65° elle est plus grande qu'à 3° C. ; à 70°, la coagulation arrête tout écoulement.

Bottazzi a fait un certain nombre de déterminations de vitesse d'écoulement de liquides organiques à diverses températures. Hürthle, avec Bottazzi, a pu prouver l'existence de frottements

---

(*) Voir le travail de J. Starke, dans ce même volume du *Recueil*.

(**) EWART, *Protoplasmic Streaming*, p. 20, 1903.

dans le sang à l'intérieur des vaisseaux ; il est arrivé (*) à la conclusion que la loi de Poiseuille relative à l'écoulement des liquides $\left(Q = K \frac{d_4 h}{l}\right)$ s'applique également au sang vivant, que la viscosité est moindre pour le sang des herbivores que pour celui des carnivores; elle diminue régulièrement quand la température s'élève de 15° à 40°.

De plus, Plateau a montré que la viscosité de la couche superficielle est différente de celle des couches intérieures du liquide. Par divers procédés et notamment par le déplacement d'une aiguille aimantée, il est parvenu à s'assurer que le frottement dans les couches superficielles n'est pas le même que dans les couches profondes. Il est ainsi amené à conclure (**) : « La couche superficielle des liquides a une viscosité propre, indépendante de la viscosité de l'intérieur de la masse ; dans certains liquides, cette viscosité superficielle est plus forte que la viscosité intérieure, et souvent de beaucoup, comme dans l'eau, la solution d'albumine (*loc. cit.*, p. 75) et surtout dans une solution de saponine; dans d'autres liquides, elle est, au contraire, plus faible que la viscosité intérieure, et souvent aussi de beaucoup, comme dans l'essence de térébenthine, l'alcool, etc. »

D. — **Propriétés des émulsions.**

ÉTAT PHYSIQUE DU PROTOPLASME VIVANT.

Quelles applications pouvons-nous faire des propriétés des liquides à la matière vivante ?

Il faut, avant tout, se rendre compte que le *protoplasme vivant est une émulsion semi-liquide*, comme divers auteurs, et notamment Kühne, Haeckel, Berthold, Zimmermann, etc., l'ont fait ressortir. Cet état demi-liquide est démontré par une série de faits : l'aspect

---

(*) Hürthle, *Viscosität des lebenden Blutes* (Pflüger's Arch. ges. Physiol., LXXXII, p. 415, 1900.)

(**) Plateau, *Statique des liquides*, II, p. 75 (1873).

au microscope, la tendance à l'arrondissement des masses protoplasmiques isolées qu'a le premier signalée Hofmeister, les phénomènes actifs de mouvement qu'on y observe, etc.

Bien entendu, comme le fait remarquer Zimmermann (*), cette demi-liquidité a ses degrés, et des cellules très pauvres en eau, par exemple les cellules des graines, peuvent contenir du cytoplasme très consistant et presque parfaitement solide, tandis que celui de certaines plantes aquatiques est à peu près liquide. Plus le protoplasme se rapproche de la parfaite liquidité, plus il fonctionne activement.

Cela s'applique aussi aux membranes cellulaires lorsqu'elles prennent naissance : la membrane *in statu nascendi* est à l'état demi-liquide. La formation de la membrane cellulaire, qui commence toujours par être une lamelle d'une minceur extrême, a été interprétée de deux façons : ou bien elle naît par différenciation d'une couche de protoplasme, dans laquelle se déposent des hydrates de carbone, ou bien elle prend naissance par juxtaposition de granules isolés d'hydrates de carbone. Quoi qu'il en soit de ses origines, au début la membrane est toujours flexible, formée de parties non soudées, pouvant se mouvoir l'une par rapport à l'autre et se grouper diversement; elle pourra donc affecter la position d'équilibre nécessaire pour les conditions où elle se trouve. Dans l'étude que nous avons faite des lames liquides, nous avons pu négliger leur poids; il en est de même pour la membrane cellulaire lorsqu'elle se forme, car elle est fort mince également et de plus elle est plongée dans le cytoplasme demi-liquide, de même densité qu'elle à peu près, et — d'après le principe d'Archimède — perd en poids le volume qu'elle déplace; aussi peut-on négliger son poids.

Toutes les conditions réalisées dans la membrane cellulaire *in statu nascendi* nous permettent donc de la comparer aux lames liquides dont nous nous sommes occupés.

Avant d'aborder l'étude des phénomènes de tension superficielle dans le cytoplasme, remarquons que le protoplasme peut présenter des variations de densité parfois assez sensibles : c'est ainsi qu'on

---

(*) Zimmermann, *Die Pflanzenzelle*, p. 191, 1887.

constate que les plantes sont plus denses en automne qu'elles ne le sont en été (*). Ces variations de densité s'expliquent aisément : le protoplasme peut notamment produire de l'huile qui est moins dense que l'eau. De même chez certaines Schizophycées, on a constaté la présence de vacuoles à gaz, et l'on peut aussi voir des gaz s'accumuler dans des cavités, des espaces intercellulaires. Certaines observations que j'ai faites il y a quelques années sur un Champignon (probablement *Protomyces*) conduisent à se demander s'il n'y aurait pas des cavités absolument vides, le protoplasme s'opposant au passage des gaz comme des autres corps : dans le cas cité, je n'ai pu déceler aucune inclusion ni gazeuse ni liquide dans les cavités que présentait le Champignon. D'autre part, il est évident que la formation de substances plus denses que le protoplasme augmente la densité de celui-ci : c'est le cas par exemple pour l'amidon.

ÉTUDE DES PHÉNOMÈNES DE TENSION SUPERFICIELLE DU PROTOPLASME.

Comme nous l'avons déjà signalé en passant, il serait très intéressant de mesurer la valeur de la tension superficielle pour divers protoplasmes vivants. Pfeffer également signale l'intérêt qu'auraient de telles déterminations.

Mais, même sans connaître cette valeur, on peut déduire des principes de la tension superficielle certaines applications aux cellules vivantes. Les effets de la tension γ sur le protoplasme et sur la membrane cellulaire *in statu nascendi* seront les mêmes que ceux que nous avons étudiés dans le cas de masses et de lames liquides. A la suite de recherches faites dans cet ordre d'idées, j'ai été amené à conclure dès 1886 (**) : *la membrane cellulaire au moment de sa formation tend à prendre la forme que prendrait une*

(*) Ce n'est pas pour cette raison que les hibernacles de *Lemna, Utricularia, Myriophyllum, Stratiotes, Hydrocharis,* tombent au fond de l'eau avant l'hiver et remontent au printemps. Ces mouvements tiennent simplement à ce que les méats intercellulaires se remplissent d'eau en automne, et de gaz au printemps.

(**) Errera, *Sur une condition fondamentale d'équilibre des cellules vivantes.* (Bull. Soc. belge Microsc., XIII, 1886, p. 12.)

lame liquide sans pesanteur. Cette conclusion, qu'on peut appeler *principe de l'équilibre des cellules*, s'applique également à la surface d'une masse cytoplasmique.

Comme nous l'avons fait pour les liquides, étudions successivement les phénomènes d'équilibre et de mouvement du protoplasme dus à la tension superficielle.

α. *Phénomènes d'équilibre.*

Lorsqu'on examine la forme des cellules jeunes, on retrouve facilement les formes d'équilibre que nous avons étudiées dans les lames liquides.

Dans le cas de *membranes homogènes*, nous savons que la condition d'équilibre est que la courbure moyenne soit constante. En consultant les figures accompagnant la Monographie des Conjugatinées de de Bary, on constate que cette condition est bien réalisée.

Si les *membranes ne sont pas homogènes*, la condition d'équilibre est celle-ci : $\gamma\left(\frac{1}{\rho}+\frac{1}{\rho'}\right) =$ constante. En voici quelques exemples :

1. Supposons deux filaments de *Spirogyra* placés l'un en face de l'autre, au repos : chaque cellule répond aux conditions d'équilibre. Mais s'il y a conjugaison entre les deux filaments, l'équilibre primitif est rompu : les parois des deux cellules qui se font vis-à-vis se ramollissent aux points se regardant; il faut donc, pour que l'équilibre se rétablisse, qu'il y ait accroissement de courbure en ces points. Ainsi se forme une hernie, augmentant par la pression du contenu cellulaire.

2. Il en est de même lorsqu'une membrane, d'abord lisse, présente des points se ramollissant, par exemple sous l'action d'une zymase. En chacun de ces points il y aura accroissement de courbure et il se formera une saillie.

3. Un cas intéressant est celui du point végétatif. Les parties plus âgées ont une élasticité plus forte, donc une tension plus grande que les parties plus jeunes. On constate, par suite, que la courbure va en augmentant à mesure qu'on se rapproche des cellules les plus jeunes, dans la pointe. Il faut, en effet, que la courbure varie en raison inverse de la tension.

Lorsqu'on a des cellules associées en grand nombre, des tissus, on entre dans le cas des systèmes laminaires. Quand une cellule se divise, il peut y avoir soit bipartition, soit pluripartition. Examinons séparément ces deux cas.

Si une cellule se divise en même temps en plusieurs cellules filles, les lois que nous avons étudiées à l'aide de lames liquides trouvent leur application dans l'attache des cloisons naissant simultanément. C'est ainsi qu'en étudiant les cellules de même âge et de même volume se trouvant dans le sac embryonnaire, on constate que les membranes se rencontrent sous un angle de 120°. Il en est de même dans les sporanges, dont le contenu se divise simultanément en plusieurs cellules. De même encore dans les tétrades polliniques. Lorsque quatre cellules naissent en même temps, — comme dans le cas des tétrades, — il peut y avoir un certain nombre de dispositions différentes de ces cellules : ou bien elles sont placées bout-à-bout, en file : alors les deux cellules terminales sont convexes, les parois mitoyennes entre deux cellules successives sont planes, et les angles formés par la rencontre de trois cloisons sont de 120° ; — ou bien les quatre cellules sont dans un même plan encore, mais chacune d'elles est en contact avec deux autres : les parois forment encore des angles de 120° ; — ou bien l'une des cellules est supportée par les trois autres, c'est-à-dire que chacune est en contact avec les trois autres cellules (fig. 12). Par le calcul, on

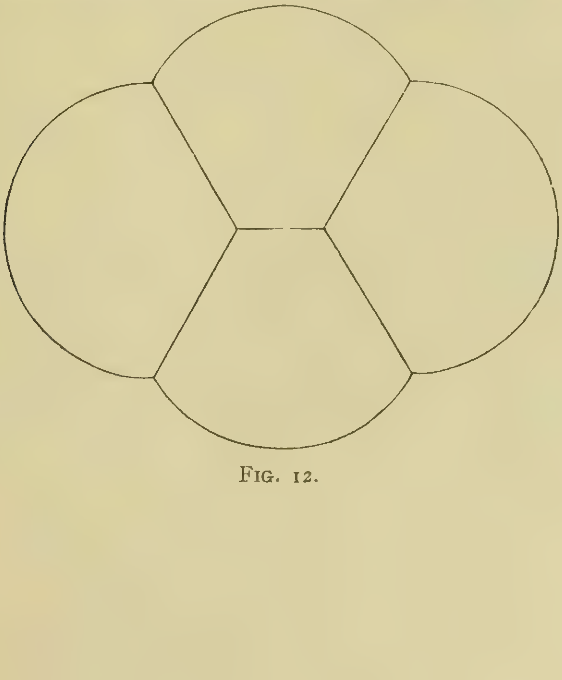


Fig. 12.

obtient exactement les mêmes figures. Un cas rentrant sans doute dans la même rubrique est celui des alvéoles des ruches d'Abeilles, dont on connaît la disposition si régulière, répondant aux figures d'équilibre. Müllenhoff croit que les Abeilles étant massées ensemble, la cire est demi-liquide, ce qui permet la réalisation de ces figures. On a objecté, Bonnier notamment (*), que s'il était vrai que la tension joue un rôle dans la formation de ces alvéoles d'Abeilles, il serait étonnant qu'il n'en fût pas de même dans le cas des autres Hyménoptères. Mais on peut répondre que la théorie n'est absolument exacte que lorsqu'il s'agit de deux quantités égales : les Abeilles ont toutes une taille fort semblable, les autres Hyménoptères pas.

Lorsqu'il se forme simultanément deux cellules, comme c'est le cas pour les cellules primaires de l'embryon, si celles-ci sont égales, la cloison mitoyenne sera plane (fig. 13 *a*), — si l'une est plus grande que l'autre, la cloison sera convexe vers la première, concave vers l'autre, mais dans les deux cas les angles d'attache avec les parois externes sont des angles de 120° (fig. 13 *b*).

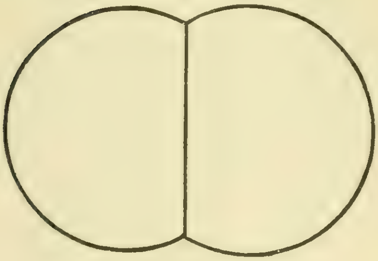


Fig. 13*a*.

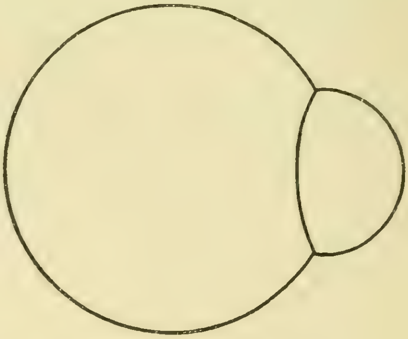


Fig. 13*b*.

(*) G. Bonnier, *Le Socialisme et les Abeilles.* (La Grande Revue, 1er août 1900, pp. 292-293.)

Si, comme c'est le cas le plus fréquent, il s'agit de la division d'une cellule adulte, il y a à tenir compte des parois déjà rigides de la cellule. D'après ce que nous avons vu, la valeur de l'angle sous lequel la cloison nouvelle séparant les deux cellules filles s'insère sur la paroi plus âgée tendra vers 90°, et cet angle sera de 90° lorsque cette paroi sera absolument rigide : il varie donc suivant l'âge de celle-ci. Il faut de plus, pour qu'il y ait équilibre, qu'il y ait courbure moyenne constante de la membrane jeune. Un de mes anciens élèves, E. De Wildeman, a jadis fait dans mon laboratoire des recherches fort intéressantes sur le mode d'attache des cloisons cellulaires (*). Parmi les cas nombreux qu'on rencontre, citons-en quelques-uns.

Lorsque les parois sur lesquelles s'attache la membrane nouvelle sont complètement rigides, l'angle d'insertion doit être de 90°. Si donc les parois sont parallèles, la cloison sera en général transversale et plane. Dans les rhizoïdes de Mousses, on observe des cloisons obliques qui, à première vue, paraissent également planes ; mais, en y regardant de plus près, on constate qu'en réalité la lame s'est courbée aux points d'insertion de façon à s'attacher perpendiculairement à la paroi, et, de plus, elle présente une double courbure : c'est précisément ce qu'exigent les lois que nous avons étudiées plus haut (fig. 14). Les parois rigides sont-elles inclinées l'une par rapport à l'autre, dans ce cas la cloison nouvelle les unissant prendra la forme d'un verre de montre, car elle doit aussi s'attacher

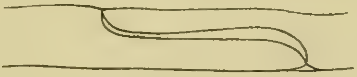


FIG. 14.

(*) E. DE WILDEMAN, *Études sur l'attache des cloisons cellulaires.* (MÉM. COUR. ET MÉM. DES SAV. ÉTR. PUBLIÉS PAR L'ACAD. DES SC. DE BELG., t. LIII, 1893.)

perpendiculairement sur ces parois (fig. 15) : cette forme courbe de la cloison s'observe, par exemple, dans les poils glandulaires.

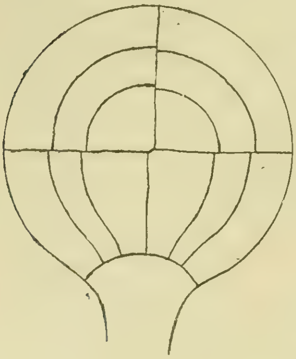


Fig. 15.

Chez une Algue, *Dictyota,* il y a une cellule terminale unique : elle présente également la forme en verre de montre; de profil, à première vue, on distingue deux contours, mais l'un est celui marquant l'insertion sur la paroi rigide, l'autre n'est autre que le fond du verre de montre.

La chose essentielle, c'est donc que l'angle d'attache de la cloison nouvelle a une valeur déterminée par les membranes voisines. Dans la division de *Spirogyra, Œdogonium,* l'attache rectangulaire a lieu fatalement. Elle est facilitée par le phragmoplaste (*) qui sert de tenseur et d'appui à la membrane et qui amène nécessairement l'insertion perpendiculaire : s'il est placé obliquement, l'attache ne se fait pas.

Dans la formation des organes, il y aura donc nécessairement attache perpendiculaire des cloisons nouvelles. Dans les cellules les plus grandes, diverses circonstances tendent à modifier le trajet des membranes. Dans les cellules petites, au contraire, l'arbitraire sera réduit au minimum, et par le calcul on pourra prévoir la direction des cloisons, celles-ci devant partout se couper à angle droit: c'est le cas, par exemple, dans les points végétatifs. Ici intervient le problème bien connu « des trajectoires orthogonales ». On sait qu'on appelle trajectoire, une courbe coupant une série d'autres courbes sous un angle particulier; elle est dite orthogonale lorsque cet angle est l'angle droit. Le problème est donc celui-ci : former deux séries de courbes telles que chacune coupe à angle droit les courbes de l'autre série. Il est aisé à résoudre par les mathématiques supérieures :

(*) L. Errera, *Sur une condition fondamentale...* (*l. c.*).

On a

$$F(x, y, a) = 0 \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (1)$$

relation entre une série de courbes.

En différentiant, on obtient

$$\frac{\partial F}{\partial x}\,dx + \frac{\partial F}{\partial y}\,dy = 0.$$

D'où l'on tire

$$\frac{dy}{dx} = -\frac{\frac{\partial F}{\partial x}}{\frac{\partial F}{\partial y}},$$

direction de la tangente par un point quelconque.

S'il y a deux séries de courbes se coupant à angle droit, cela veut dire que la tangente d'une des séries est la normale de l'autre. La normale est donnée par une relation bien connue : le produit entre la normale et la tangente est toujours égal à — 1. Cette quantité — 1 sera donnée par le produit

$$\left(-\frac{\frac{\partial F}{\partial x}}{\frac{\partial F}{\partial y}}\right) \times \left(+\frac{\frac{\partial F}{\partial y}}{\frac{\partial F}{\partial x}}\right).$$

Donc la normale est :

$$\frac{dy}{dx} = +\frac{\frac{\partial F}{\partial y}}{\frac{\partial F}{\partial x}},$$

tangente à la deuxième série de courbes.

De là on tire

$$\frac{\partial F}{\partial x}\,dy - \frac{\partial F}{\partial y}\,dx = 0 \quad . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \; . \quad (2)$$

Puisque chaque point de la première série appartient à la deuxième, il suffit d'éliminer le paramètre a entre (1) et (2) pour avoir la solution du problème.

Voici des exemples : Si l'on a une série d'ellipses de même foyer, donc confocales, les trajectoires sont une série d'hyperboles confocales, et inversement. Si l'on considère une série de paraboles confocales, les trajectoires seront d'autres paraboles.

Comme nous l'avons dit, des structures semblables s'observent dans les points végétatifs, de façon fort nette.

Tout ce que nous avons vu s'applique aux tissus jeunes. Que se passe-t-il lorsque les tissus deviennent adultes ?

Un nouveau facteur fait son apparition : la *turgescence*, c'est-à-dire qu'il intervient une tension nouvelle considérable, due aux vacuoles et à leur contenu, qui tend à gonfler la cellule. Il en résulte que les différentes cellules, à membranes d'âges divers, vont de nouveau tendre à prendre l'attache à 120°, cela par des déplacements, des glissements : « *gleitendes Wachsthum* ». Ce phénomène s'observe aisément dans les feuilles, par exemple. Nous pouvons en tirer une conséquence théorique, que l'observation confirme d'ailleurs : Si toutes les cellules avaient la même valeur, le même volume, — comme c'est le cas pour les alvéoles des ruches d'Abeilles, — les formes d'équilibre seraient des hexagones réguliers : c'est ce que l'on observe parfois. Mais en général il n'en est rien et les dimensions des cellules varient. Les petites cellules ayant une étendue de membrane moindre, l'attache à 120° ne sera possible que s'il y a courbure. Chaque fois qu'une cellule aura moins de six faces, elle aura des parois concaves vers l'intérieur ; tandis que s'il y a plus de six faces, ces parois seront convexes ; elles ne seront planes que si les faces sont au nombre de six. — De temps en temps, on constate des irrégularités dans la disposition des membranes. Mais les causes en sont multiples, et d'ailleurs on voit la même chose se produire dans les systèmes laminaires de bulles de savon et dans les lames de collodion.

Ce que nous avons dit des cellules s'applique à toute matière organique passant par un état semi-liquide. C'est le cas notamment pour les grains d'amidon composés, les sculptures des Diatomées. Dreyer (*) a signalé les mêmes faits relativement au squelette des Spongiaires, etc.

Cela explique l'observation faite depuis longtemps par Hofmeister : il avait remarqué, en effet, que l'édifice cellulaire est construit de façon qu'il y ait minimum de dépense de matière dans la membrane. Cette économie se comprend si l'on admet que dans l'édification de cet édifice intervient la tension superficielle.

β. *Phénomènes de mouvement.*

Lorsque dans une masse protoplasmique il se produit des mouvements, il faut tenir compte, dans leur étude, des phénomènes de tension superficielle. Dans beaucoup de mouvements, et notamment dans le mouvement amiboïde, il y a, en effet, des phénomènes analogues aux phénomènes dus à la tension superficielle.

Supposons une masse de protoplasme semi-liquide en équilibre. Si en un point une cause quelconque, un agent chimique par exemple, modifie la tension en la diminuant, il y aura fatalement changement de forme : la courbure augmentera en ce point, et il y aura donc afflux de protoplasme. Cela s'observe chez les Amibes. Nous avons signalé plus haut les mouvements dus à des variations locales de tension dans l'amibe artificielle de Gad (goutte d'huile déposée sur une solution de carbonate de sodium). On les observe également dans l'amibe mercurielle qu'a imaginée Beilstein : dans un vase peu élevé et à fond plat, rempli d'une solution faible d'acide nitrique, on dépose une grosse goutte de mercure qui prend un contour régulier et reste en équilibre; mais si l'on place dans le liquide, près du mercure, quelques cristaux de bichromate de

---

(*) Dreyer, *Principien der Gerüstbildung.* (Jen. Zeitschr. f. Naturwiss., XXVI, 1892.)

potassium, on assiste à un phénomène curieux : à certains moments, la goutte de mercure est brusquement déformée et lance un « pseudopode » vers le bichromate. En voici l'explication : dans le liquide où se trouvent plongés les cristaux, il y a mise en liberté d'acide chromique qui diffuse tout autour du fragment de bichromate et arrive finalement en contact avec le mercure; il en résulte une diminution de la tension superficielle de la goutte en ce point et, en vertu des lois que nous avons étudiées, un « pseudopode » est émis à l'endroit où se produit la diminution de tension.

A la théorie expliquant la formation des pseudopodes par des phénomènes de tension superficielle, Loeb a objecté que les pseudopodes ont souvent une longueur supérieure à trois fois leur diamètre, ce qui ne pourrait être le cas. On peut répondre à cette objection qu'ici il s'agit d'une masse semi-liquide pouvant être étirée et qui est en mouvement, ce qui permet un allongement plus considérable.

Divers auteurs, Bütschli entre autres, ont également tenté de rapporter à des phénomènes de tension superficielle les phénomènes de la caryocinèse. D'autres, tels d'Arsonval et Imbert ou Engelmann, ont, dans ces dernières années, édifié une théorie de la contraction musculaire due à la tension superficielle.

Cela explique peut-être aussi les phénomènes de *Reizplasmolyse* indiqués par Schütt chez les Diatomées, plasmolyse se produisant sous l'influence de chocs externes et peut-être par suite de changement dans la tension.

Les groupements passifs des zoospores (et d'émulsions [Sachs]) sont peut-être dus à des inégalités thermiques de tension superficielle, comme c'est le cas dans l'expérience que nous avons indiquée (p. 35) et dans laquelle on voit des courants se former, entraînant la poudre de lycopode dont on a saupoudré la surface du CS_2. Cependant Sachs (*) dit expressément que les zoospores ou les goutte-

---

(*) Sachs, *Gesammte Abhandlungen*, I, p. 149.

lettes d'huile d'une émulsion se groupent non seulement à la surface, mais aussi au fond et, sous forme de nuage, dans l'épaisseur de la couche liquide. Il s'agit donc principalement, comme le dit Sachs, de courants de convection.

Les *émulsions figurées* de Beijerinck (*) sont, au contraire, dues à l'inégale distribution de CO_2 et O_2 : ce sont, comme il le dit (**), des *Athmungsfiguren*.

§ II. — PROPRIÉTÉS DES SOLIDES.

Remarquons que sous le nom de *solides,* on confond deux états de la matière probablement fort distincts : l'état amorphe et l'état cristallisé. Des recherches de Tamman, faites sur les verres, il semble résulter qu'il y a une différence absolue entre ces deux états. En effet, on peut passer graduellement de l'état amorphe à l'état pâteux, puis à l'état liquide et enfin à l'état gazeux ; au contraire, il y a discontinuité entre l'état cristallisé et l'état liquide. Cependant, pour quelques matières organiques, on a constaté l'existence de cristaux qui, à l'état liquide, persistent par leurs propriétés cristallines (cristaux liquides ?) ; mais si alors on chauffe brusquement ce liquide, il passe à l'état liquide proprement dit et ne présente plus les propriétés optiques du cristal. On arrive à la conclusion, qu'il faut établir la distinction suivante :

a) *État amorphe :* il peut être solide, liquide ou gazeux ;

b) *Etat cristallisé,* qui peut être solide ou liquide.

Donc la division habituelle des corps en solides, liquides et gaz devrait être remplacée par celle-ci. Entre l'état cristallisé et l'état amorphe, il y a discontinuité, tandis qu'il y a transition graduelle entre les solides, les liquides et les gaz.

Les solides comme les liquides présentent des phénomènes de tension superficielle, mais ils sont très difficiles à mettre

---

(*) Beijerinck, *Emulsionsfiguren,* 1897, p. 5.

(**) Beijerinck, *loc. cit.*, p. 5.

en évidence par suite du peu de mobilité des molécules. Cependant elle peut expliquer (*) le fait que beaucoup de précipités à l'état grenu s'agglomèrent d'eux-mêmes en grandes masses, c'est-à-dire tendent à prendre, en se réunissant, une surface moindre, comme le font deux gouttes liquides en contact. De là le fait paradoxal, que le degré de solubilité pour de petits grains n'est pas le même que pour des grains plus gros : ces derniers exigent une force plus grande pour être réduits en petits grains, et ceux-ci peuvent se dissoudre dans une solution qui est déjà saturée pour les gros. Dans le cas du sulfate de baryum, par exemple, corps fort peu soluble comme on sait, on trouve que la solubilité est de 2.29 millimoles pour des grains mesurant 19 μ et plus, tandis qu'elle est de 4.15 pour des grains de 0.1 μ.

La mobilité faible des molécules des solides, beaucoup moindre que celle des liquides, entraîne une résistance plus grande aux changements de forme et de volume. On constate que les particules sont les unes vis-à-vis des autres dans un état d'équilibre tel que, si on le modifie, elles tendent à revenir à l'état initial : c'est ce que l'on appelle l'état d'élasticité, variable avec les corps que l'on étudie.

On peut établir une distinction en *corps durs* et *corps mous*, différant par la dépense d'énergie nécessaire pour amener une déformation. A un autre point de vue, on peut distinguer les corps en *extensibles* et *cassants :* dans ce cas, ce que l'on envisage, c'est l'étendue de la déformation possible. Enfin, on peut également faire la distinction en corps *élastiques* et *inélastiques*, en se basant sur le maintien de la déformation : abandonnés à eux-mêmes après la déformation, les corps élastiques ont une grande tendance à revenir à l'état initial.

Ces notions peuvent conduire à des mesures précises. Voici les termes que l'on emploie (définitions établies pour un fil du corps étudié) :

(*) G.-A. Hulett, *Beziehungen zwischen Oberflächenspannung und Löslischkeit.* (Zeitschr. f physik. Chemie, Bd. XXXVII, S. 385, 1901). [Ref. in *Chem. Centralbl.*, 17. Juli 1901, p. 161].

a) Le *coefficient d'extensibilité* est la proportion dont le fil peut s'allonger avant de se rompre. Ainsi lorsqu'un fil long de 1 mètre peut être allongé de 17 centimètres, on dit que le coefficient d'extensibilité est 17 %;

b) La *limite d'élasticité* est donnée par le poids extrême que l'on peut faire supporter par millimètre carré de section du fil sans produire d'allongement permanent de celui-ci. C'est ce que l'on appelle *Tragmodul;*

c) Le *coefficient de rupture* est déterminé par le poids nécessaire pour amener la rupture d'un fil de 1 millimètre carré de section. On le désigne du nom de *Festigkeitmodul.*

De ces définitions, il ressort que l'extensibilité et l'élasticité sont deux choses distinctes. L'*extensibilité* est la faculté des molécules du solide de se laisser écarter des positions d'équilibre sans perdre leur cohésion. L'*élasticité* est la tendance de ces molécules à revenir à la position d'équilibre lorsqu'on les en écarte.

Comment ces notions s'appliquent-elles au protoplasme vivant et aux membranes cellulaires?

Le *protoplasme vivant* (comme tout corps demi-liquide) est presque inélastique. A première vue, on croirait le contraire en le voyant se contracter ou se dilater sans faire de plis, suivant les changements de volume du liquide qu'il emprisonne, comme cela s'observe dans les phénomènes de plasmolyse. Mais, en réalité, cela tient uniquement à la mobilité de ses molécules, qui glissent les unes sur les autres de façon à englober toujours l'espace occupé par le suc cellulaire. On peut le prouver en blessant le protoplasme : l'utricule conserve alors la forme qu'on lui imprime, il présente des plissements, des ratatinements et non plus une surface lisse. Si l'espace que le protoplasme entoure croissait sans cesse, l'utricule finirait par se rompre lorsque la paroi deviendrait trop faible pour résister à la pression interne. C'est un cas analogue à celui d'une bulle de savon peu ou fort gonflée et dans laquelle les modifications de volume se font également par glissement des molécules dans la lame liquide et non grâce à l'élasticité de celle-ci.

Cependant af Klercker (*) a montré que l'utricule protoplasmique possède une faible élasticité. Voici le procédé qu'il a employé : On prend un tissu végétal à cellules résistantes et on le plasmolyse très fortement. A l'aide d'aiguilles, on déchire alors le tissu dans un liquide convenable et l'on obtient ainsi des masses de protoplasme plasmolysé isolées de la membrane. En transportant dans un liquide de concentration très faible ces cytoplasmes plasmolysés, on peut s'assurer qu'ils ne gonflent que jusqu'à une certaine limite, jusqu'à ce qu'il y ait équilibre par l'élasticité; si l'élasticité n'intervenait pas, il y aurait gonflement indéfini et l'utricule finirait par se rompre, comme nous venons de le dire.

La *membrane végétale* est en général très peu extensible et fortement élastique. Il faut un effort considérable pour l'étirer, et dès qu'elle est abandonnée à elle-même, elle revient à l'état initial. Les membranes minces de cellulose sont beaucoup moins élastiques que les stéréides (éléments de solidité) : le coefficient d'élasticité de la membrane de cellulose est d'environ 1 kilogramme par millimètre carré, celui des stéréides est de dix à vingt-cinq fois plus grand. Voici quelques chiffres comparatifs entre les propriétés des fibres végétales ordinaires ou stéréides et celles de fils d'acier :

	Limite d'élasticité.	Coefficient de rupture	Allongement à la limite d'élasticité.
	—	—	—
Fibres végétales . .	15-25 kilogrammes par millimètre carré.	Peu supérieur à la limite d'élasticité.	10-15 °/oo.
Fils d'acier	25 kilogrammes par millimètre carré.	82 kilogrammes.	1 °/oo environ.

(*) J. af Klercker, *Eine Methode zur Isolierung lebender Protoplasten* (Öfv. Sv. Vet. Akad. Förh., 1892, n° 9). [Traduction par E. De Wildeman, in *Bull. de la Soc. belge de Microsc* , XIX, n° 7, p. 105, 1893.]

Les fibres végétales atteignent donc la même résistance à la traction (mesurée par la limite d'élasticité) que les meilleurs aciers et peuvent subir impunément un allongement dix à quinze fois plus grand, tout en étant beaucoup plus légères ; en revanche, la surcharge que les aciers supportent avant de se rompre est notablement supérieure. A poids égaux, l'avantage serait évidemment du côté des fibres végétales.

Il existe, du reste, chez les végétaux des exemples d'extension bien plus considérable de la membrane, mais il n'est pas certain qu'ils reposent uniquement, comme ici, sur son allongement élastique et qu'il n'y a pas intervention de facteurs secondaires. Ainsi beaucoup de cellules épidermiques, fonctionnant comme réservoirs aquifères, peuvent modifier énormément leur volume (*), mais les variations ne sont pas dues seulement à l'élasticité de la membrane : elles se font également grâce à des plissements et des déplissements de celle-ci. Le même phénomène intervient aussi dans l'allongement du pédicelle d'*Ithyphallus* (**). Mais l'exemple le plus frappant d'énorme extensibilité (avant la rupture) nous est offert par les asques de certains Ascomycètes à spores projectiles, notamment *Ascomyces* (*Sordaria*) *projectilis*, qui peuvent s'étendre (***) en vingt minutes jusqu'au quintuple de leur longueur initiale — soit un coefficient d'extensibilité de 400 °/ₒ ! — et au triple ou au quintuple de leur largeur première !

Grâce à leur grande élasticité, les fibres ou, plus généralement, les « stéréides » jouent un rôle capital dans l'*architecture* des végétaux. Cette question a été l'objet d'études spéciales de la part de Schwendener, et cet auteur a montré (IV) qu'il y a une remar-

---

(*) GRAVIS, A., *Recherches anatomiques et physiologiques sur le* Tradescantia virginica (MÉM. COUR. et MÉM. DES SAV. ÉTR. DE L'ACADÉMIE DE BELG., t. LVII, p. 173, 1898.)

(**) D'après Burt et mes propres observations.

(***) ZOPF, *Pilze*, pp. 101-102, et fig. 58, p. 89.

(IV) SCHWENDENER, S., *Das mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen*. Leipzig, 1874.

quable concordance entre les principes d'architectonique végétale et les principes établis depuis vingt à trente ans dans l'architecture des maisons.

Supposons une barre d'acier encastrée à un bout dans une muraille. Si nous appliquons un effort à l'autre bout, la barre se courbe. On constate alors que la partie supérieure, convexe à présent, de la barre est plus longue qu'elle ne l'était primitivement, et que la partie inférieure, au contraire, l'est moins. Dans la première, les molécules se sont écartées et l'élasticité tend à les rapprocher, tandis qu'en dessous elles se sont rapprochées et tendent à s'écarter les unes des autres. Si l'on abandonne alors la barre à elle-même, ces forces concourent à la ramener dans sa position première. Mais il est clair qu'au milieu de la barre, il y a une rangée de molécules qui n'a pas varié, qui ne contribuera donc en rien à faire revenir la barre à la position initiale : c'est ce que l'on appelle la « fibre neutre ». Cela signifie que ce sont les parties périphériques qui contribuent à rétablir l'état primitif, quand l'effort cesse d'agir. Par conséquent, pour assurer la résistance à la flexion, il y a avantage à masser les matériaux de solidité vers la périphérie, c'est-à-dire là où leur intervention est la plus efficace.

Toutes ces remarques s'appliquent exactement à une barre végétale et trouvent leur application dans le cas des Joncs, des chaumes du Blé, etc., dans lesquels les éléments de solidité sont massés à l'extérieur, réalisant donc le maximum d'utilité pour la plante soumise à l'action des vents. Les éléments mécaniques sont à la périphérie, car c'est là qu'il y a — toutes choses égales — le plus d'avantage à les placer.

En mécanique, on sait qu'un cylindre métallique creux dont l'épaisseur de paroi est égale au sixième du rayon a une résistance six fois plus grande qu'un cylindre plein. Et plus la paroi est mince, — toujours à surface de section égale, — plus la résistance augmente. Seulement, quand l'amincissement est excessif, on a à craindre le pliement. Donc l'amincissement ne doit pas dépasser une certaine limite, un septième du diamètre environ.

Voyons comment s'appliquent ces principes dans les *constructions végétales*. Il y a à étudier le cas des feuilles et celui des tiges et des racines.

α) *Feuilles.* — La feuille peut aisément être comparée à la barre fixée par une extrémité, que nous avons étudiée tantôt. Nous avons vu qu'une telle barre doit surtout être solide à sa face inférieure et sa face supérieure (dans la flexion). Aussi dans la construction mécanique, est-on arrivé aujourd'hui à employer des poutrelles en I répondant à ces principes. Dans les feuilles également, les éléments de solidité sont à la périphérie, faisant même souvent saillie à la surface (nervures); et fréquemment on observe des structures répondant à la poutrelle en I de nos constructeurs modernes.

β) *Tiges.* — Une tige doit résister en premier lieu à l'écrasement par le poids des parties supérieures et en second lieu à la flexion, celle-ci pouvant être due au fait que le centre de gravité de la couronne de l'arbre, des parties supérieures de toute plante, ne coïncide pas exactement avec l'axe de la tige ou du tronc, — ou être une conséquence des coups de vent.

La disposition longitudinale des fibres et leur accumulation vers la périphérie, soit en files, soit en cylindres creux, assure la *résistance à la flexion.* Tel est le cas de beaucoup de Monocotylédones dont les faisceaux les plus extérieurs ont seuls des fibres sclérenchymateuses fortement développées. Chez les Dicotylédones, on peut traduire la structure de la tige jeune comme une série de cylindres résistants emboîtés l'un dans l'autre (épiderme, collenchyme, fibres libériennes, fibres ligneuses...) de façon à lui donner une résistance très forte à la flexion ; mais plus tard, le bois secondaire engendré par le cambium donne au tronc une rigidité suffisante pour qu'il n'y ait plus besoin de flexibilité, et celle-ci disparaît peu à peu.

Quant à la *résistance à l'écrasement*, elle dépend uniquement de la surface de section de l'organe. Chez les Monocotylédones arborescentes (Palmiers, *Yucca*, etc.), les feuilles anciennes se détachant le long de la tige, l'étendue de la couronne reste presque constante : aussi le tronc est-il privé ou à peu près d'accroissement secondaire. Chez les Dicotylédones, au contraire, où le poids de la couronne augmente d'année en année, le diamètre de la tige augmente annuellement; cet accroissement est, du reste, nécessaire aussi pour augmenter la canalisation d'eau vers les feuilles.

γ) *Racines.* — Les racines n'ont à résister ni à l'écrasement sous un poids terminal, ni à la flexion, mais bien à la *traction* longitudinale s'exerçant, par exemple, lorsque la cime est soumise à la flexion, lorsque le vent tend à arracher la plante. Il s'agit encore une fois de la grandeur de la section, mais il n'est plus nécessaire que les fibres soient disposées à la périphérie afin d'agir tour à tour, comme c'est le cas dans la flexion; ici elles doivent agir simultanément, se soutenir les unes les autres, ce qui s'obtiendra le mieux par le groupement en une masse axile. Cette conclusion théorique se trouve précisément réalisée dans la pratique. On constate, en effet, que, dans la racine, les éléments de solidité sont groupés au centre (la stèle de la racine présente un diamètre inférieur à celle de la tige).

On trouve une confirmation intéressante de ce fait en comparant les *rhizomes* des Monocotylédones aux tiges aériennes des mêmes plantes : dans les rhizomes, les faisceaux sont toujours portés davantage vers le centre.

Il en est de même pour les *tiges volubles* qui, étant appliquées à un support solide, doivent résister à la traction longitudinale seulement et non à la flexion. On constate qu'ici aussi les stéréides sont massés vers le centre plus que ce n'est le cas dans les tiges ordinaires.

Tout ce que nous avons dit se rapporte aux stéréides, éléments définitifs, morts. Mais si nous considérons des organes jeunes, dans ce cas la charpente doit pouvoir changer de volume pour suivre la croissance en longueur de l'organe, tout en conservant une certaine solidité. Ces propriétés, nous les trouvons dans le *collenchyme*, formé de cellules à paroi présentant des portions minces et des portions épaissies. Ce sont, peut-on dire, des stéréides temporaires, jouant leur rôle pendant l'accroissement en longueur. Chez les Dicotylédones, c'est, comme l'exprime Schwendener (*), un « échafaudage provisoire », et, généralement, chez les Dicotylédones, la plante s'en débarrasse, dès la seconde année de végétation, par des couches de liége qui font tomber le collenchyme extérieur. Rappelons en passant que C. Müller (**) attribue aussi au collenchyme une fonction de réservoir d'eau.

Enfin, beaucoup d'organes végétaux sont protégés contre les coups extérieurs par des couches périphériques très compressibles et élastiques que l'on peut comparer aux tampons des locomotives : c'est, par exemple, le cas pour la coiffe à l'extrémité de la racine. De même, dans les arbres, le périderme et le rhytidome amortissent les chocs.

ÉTUDE DES RELATIONS ENTRE LA STRUCTURE PHYSIQUE ET LES PROPRIÉTÉS OPTIQUES.

Un corps solide peut avoir en tous ses points les mêmes propriétés : il est alors dit *homogène;* ou bien ses propriétés peuvent varier, régulièrement ou non, d'un point à un autre : on le dit alors *hétérogène*. Certaines propriétés des corps, par exemple le poids spécifique, n'impliquent aucune notion de *direction*. Mais il en est beaucoup qui éveillent l'idée d'une direction : telles la réfraction, la dilatation, l'élasticité, etc. A ce point de vue, les propriétés des corps homogènes peuvent être identiques dans toutes les directions : les corps sont alors dits *isotropes;* ou bien leurs propriétés, ou du moins certaines d'entre elles, peuvent varier suivant les directions considérées : dans ce cas, on les nomme corps

---

(*) Schwendener, *loc. cit.*, pp. 96, 157.

(**) C. Müller. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Formen des Collenchyms.* (Ber. der deutsche bot. Ges., Bd 8, nº 5, p. 150, 1890.)

cristallins. On réunit parfois sous le nom de *corps amorphes* tous les corps non cristallins. De là le tableau suivant :

- Corps solides . .
  - homogènes . .
    - cristallins.
    - isotropes. } amorphes.
  - hétérogènes . . . . } amorphes.

Toutefois, ce groupement n'est pas inattaquable, car on connaît des exemples de masses hétérogènes qui cependant sont cristallines : c'est le cas notamment lorsqu'on obtient des cristaux mixtes par cristallisation simultanée de substances isomorphes.

Il est inutile d'exposer ici les principes de la cristallographie. Mais il est bon de rappeler un point souvent négligé, à savoir que la perfection des cristaux est loin d'être aussi absolue que le veut la théorie. Ainsi, la constance des angles dièdres n'est qu'approximative : des faces correspondantes de deux cristaux obtenus dans les mêmes conditions, ou des faces symétriques d'un même cristal peuvent former des angles dièdres différant de 0°5 et davantage. Cela paraît dû à des causes diverses, entre autres à l'action de la pesanteur sur le cristal pendant et après sa formation.

On peut classer les corps cristallisés en six *systèmes cristallins*, comprenant trente-deux groupes de polyèdres.

On peut dire qu'aucun cristal n'est absolument isotrope, quant aux propriétés. En effet, même les cristaux du système régulier présentent certaines propriétés qui dépendent, comme chez tous les autres cristaux, de la direction : par exemple, la forme cristalline même, la dureté, le clivage, etc., varient suivant la direction. Pour d'autres propriétés, au contraire, les cristaux réguliers se conduisent de même dans tous les sens : ils sont isotropes, par exemple, en ce qui concerne la dilatabilité, la réfraction, etc. Par là, ils se différencient des cristaux appartenant aux cinq autres systèmes, qui sont anisotropes pour ces propriétés également. Il y a lieu toutefois de faire une restriction : on connaît aujourd'hui certains cristaux du système régulier — par exemple la boracite, l'alun ammoniacal, etc. — qui sont complètement anisotropes, même vis-à-vis des propriétés de la seconde catégorie. Ainsi ils sont biréfringents, au lieu d'être monoréfringents, comme le sont normalement les cristaux réguliers. On a cherché à expliquer cette anomalie « par des tensions qui se produisent, pendant la croissance du cristal, dans les couches déjà solidifiées, par suite de l'apposition de couches nouvelles (*) ». Cette interprétation est appuyée par un grand nombre d'expériences ; ainsi, par des changements de tension, on peut rendre biréfringentes des substances isotropes : c'est le cas, par exemple, pour du verre soumis à la traction, à la pression ou au refroidissement. Il faut remarquer aussi qu'on a constaté que les cristaux d'alun biréfringent n'étaient pas purs, qu'il s'y trouvait de petites impuretés contribuant à rendre la masse biréfringente en déterminant des tensions dans le cristal.

Appliquons ces notions à la cellule vivante.

Le *protoplasme vivant* en sa qualité d'émulsion rentre dans la catégorie des corps amorphes, hétérogènes. Aussi ne se conduit-il nullement comme un corps cristallin. Même pendant le temps de la caryocinèse, — où il se montre strié avec régularité, — il n'agit pas sur la lumière polarisée, comme je m'en suis assuré jadis (**).

Il n'en est pas de même pour les *membranes cellulaires*. Au moment de leur formation, elles sont sensiblement homogènes; mais elles présentent en général une élasticité et des propriétés optiques variant avec la direction. En prenant le terme *cristallin* dans le sens très large indiqué tantôt (et c'est celui qu'on lui donne ordinairement aujourd'hui), on doit donc envisager la plupart des membranes, de même que les *grains d'amidon*, qui présentent les mêmes propriétés, comme *cristallines*. Cela peut être dû au fait que les particules constituantes ont des propriétés cristallines; mais d'après ce que nous avons dit tantôt, il se pourrait aussi que l'on eût simplement affaire à des particules non cristallines, isotropes, mais soumises pendant leur dépôt à des tensions. Et si l'on

---

(*) Ostwald, *loc. cit.*, p. 911.

(**) Expériences faites à Strasbourg, chez de Bary.

accorde, comme nous le faisons, une grande importance aux phénomènes de tension superficielle, il est impossible de ne pas admettre que des phénomènes de tension existent dans les membranes et les grains d'amidon. Toute la question est donc de savoir si les propriétés optiques spéciales de ces corps sont uniquement une conséquence de ces tensions, ou si elles sont partiellement dues à la nature cristalline des particules constituantes. En ce qui concerne les sphérites biréfringents d'*inuline,* leur biréfringence serait due, d'après un récent travail de H. Fischer (*), à la contraction des sphérites primitifs, à la perte d'eau qu'ils ont subie, donc à des changements de tension. Un autre auteur, F. Krafft (**), admet que les solutions colloïdales déposent leur substance sous une forme toute spéciale, ni amorphe ni cristalline, à l'état *globomorphe*, c'est-à-dire sous forme de gouttelettes, les molécules étant disposées en courbes ou surfaces fermées jouissant de diverses propriétés qui répondent assez bien à celles qui existent en réalité.

Enfin, il se pourrait encore que la biréfringence dans les membranes végétales et autres corps organiques fût due à un autre facteur. En effet, Ambronn et Le Blanc (***) ont montré qu'un mélange non intime de substances différentes peut présenter la biréfringence, bien que séparément chacune de celles-ci ne possède pas cette propriété. Ils ont pu constater dans certains cas que les substances isomorphes cristallisant ensemble ne le font pas *moléculairement*, mais par particules assez grosses; si, à l'aide d'un dissolvant approprié, on enlève l'un des composants, on obtient un *squelette* criblé de trous, bien visibles au microscope et mesurant environ 30 μ de diamètre; or souvent ces mélanges de corps isomorphes sont biréfringents, même si les constituants isolés ne le sont pas. Peut-être la biréfringence des membranes végétales est-

---

(*) H. Fischer, *Ueber Inulin.* (Cohn's Beitr. Biol. Pflanz., VIII, 1, p. 53, 1898.)

(**) F. Krafft, *Ueber die Krystallisationsbedingungen colloïdaler Salzlösungen.* (Ber. der deutsche chem. Ges., XXXII, p. 1596, 1899.)

(***) Ambronn und Le Blanc, *Mischkrystalle,* 1894.

elle due également à un mélange relativement grossier de substances distinctes « cristallisant » ensemble.

Dans le cas des grains d'amidon, on peut considérer que la tension n'intervient que fort peu ou même pas du tout. En effet, Schimper (*) a montré qu'en faisant gonfler fortement un grain d'amidon par un séjour dans KOH dilué, en modifiant donc les tensions qui y règnent, on ne change pas ses propriétés optiques. Il paraît en résulter qu'il s'agit réellement de groupes plus ou moins réguliers de particules cristallines, ou d'un mélange de substances diverses : amylose et amylodextrine.

Dans les membranes végétales, les tensions interviennent de façon plus notable sans doute, car on peut modifier leurs propriétés optiques par la traction ou la pression (**). Cependant, l'existence de tensions entre les couches ne suffit pas à expliquer le phénomène : il faut encore qu'il y ait des tensions à l'intérieur des couches mêmes.

En faveur de l'idée que la biréfringence des membranes végétales est due à un mélange de substances diverses, on peut invoquer les recherches de Mangin (***), qui a montré par la microchimie que même les membranes « cellulosiques » contiennent des matières pectiques associées à la cellulose. J'ai cependant observé que les membranes « cellulosiques » de Navet, débarrassées de leur cellulose par le procédé de Gilson (liquide de Schweitzer, NH_3, eau), sont encore très nettement biréfringentes entre nicols croisés. Leur structure paraît être restée la même, malgré l'enlèvement presque complet de la cellulose : il resterait, d'après Mangin, un squelette de matière pectique. Il faudrait dans ce cas admettre que le mélange a amené une tension qui s'est conservée dans le squelette.

(*) Schimper, *Untersuchungen über das Wachsthum der Stärkekörner*. (Botan. Zeit., 1881, p. 185.)

(**) Zimmermann, *Die Pflanzenzelle*, p. 184. 1887.

(***) Mangin, *Sur la présence des composés pectiques dans les végétaux*. (Comptes rendus de l'Acad. Sc. [Paris], CIX, 1889, p. 579.)

Indice de réfraction.

Au sujet de l'*indice de réfraction* des produits végétaux, on ne possède que des données assez incomplètes : les membranes cellulaires n'ont guère été étudiées; les grains d'amidon ont seuls fait l'objet de recherches plus précises (*). Ce serait cependant un point intéressant à étudier.

Dans les membranes, la réfringence varie beaucoup d'un cas à l'autre. Pour les membranes très riches en eau, l'indice doit être voisin de celui de l'eau, soit 1.33; pour les membranes très sèches, il doit se rapprocher de l'indice du baume de Canada, environ 1.54, puisqu'elles disparaissent à la vue dans le baume de Canada. Ce sont là les limites extrêmes.

L'indice de réfraction se calcule en plongeant le corps étudié successivement dans différentes substances dont l'indice est connu : l'indice cherché sera le même que celui de la substance dans laquelle le corps n'est plus visible.

Action sur la lumière polarisée.

Ici nous possédons des données plus complètes.

1. *Amidon.* — La structure des grains d'amidon est bien connue et il est inutile d'en faire la description. Rappelons simplement l'existence de grains à hile central et structure concentrique et de grains à structure excentrique.

Si entre deux nicols croisés on intercale un grain d'amidon, on observe à sa place une croix noire sur fond blanc, et les bras de la croix sont droits lorsque le grain est concentrique, courbes lorsque sa structure est excentrique. Sur le fond noir donné par les nicols, le grain apparaît donc en blanc avec une croix noire. Quelle est l'explication de ce phénomène?

(*) Emma Ott, *Einige Beobachtungen über die Brechungsexponente verschiedener Stärkesorten.* (Oesterr. botan. Zeitschr., Bd 49, pp. 313-317, 1899.)

Rappelons-nous que deux nicols croisés interceptent la lumière, sauf si entre eux il y a une substance biréfringente : celle-ci fait en effet tourner le plan de polarisation, ce qui revient à déplacer les nicols de leur situation perpendiculaire l'un à l'autre, et, par conséquent, la lumière n'est plus interceptée.

Les grains d'amidon ont une biréfringence très nette, et ils se comportent comme s'ils étaient formés de files rayonnantes d'éléments cristallins (uniaxiaux ou rhombiques). Par une dessiccation rapide ou un gonflement excessif, on voit que le grain se fissure perpendiculairement aux couches dont il est composé, ce qui indique que les particules sont plus intimement associées dans le sens du rayon : les fissures — étant perpendiculaires aux couches — sont rectilignes dans les grains circulaires, courbes dans les autres. Ces données nous permettent d'expliquer la croix noire que nous avons observée entre nicols croisés.

Soient AB et CD (fig. 16) les plans de polarisation des deux nicols croisés, et soient entre ces nicols des particules cristallines biréfringentes uniaxiales 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, — de petits cristaux de spath d'Islande, par exemple, — disposées en rayonnant autour d'un point central représentant le hile. On sait qu'il existe pour de telles particules deux directions, perpendiculaires entre elles, où elles ne rétablissent pas la lumière polarisée : ce sont celles où les plans de vibration de leurs deux rayons coïncident respectivement avec ceux du nicol polariseur et de l'analyseur; dans le cas actuel, ce sont les positions 1, 3, 5, 7, où l'axe optique des cristaux coïncide avec les plans de polarisation des nicols. Donc aux points 1, 3, 5, 7, les particules biréfringentes ne modifieront pas le rayon polarisé et ne rétabliront pas la lumière.

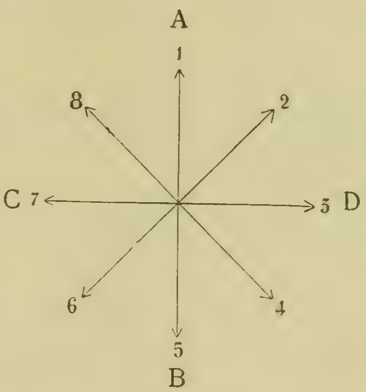


FIG. 16.

Au contraire, les particules 2, 4, 6, 8, situées à 45° de ces directions, se conduiront tout autrement et rétabliront la lumière. Nous aurons donc une croix noire (1, 3, 5, 7) sur fond blanc (2, 4, 6, 8).

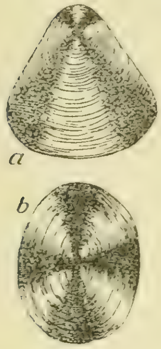


Fig. 17.
(Copié d'après Belzung.)

Appliquons cela aux grains d'amidon (fig. 17). Nous avons vu qu'ils sont formés de particules cristallines disposées en files toujours perpendiculaires aux couches constituant le grain et, d'autre part, qu'il faut, pour qu'une particule biréfringente ne rétablisse pas la lumière, que son axe coïncide avec celui d'un des nicols. La position des particules inactives sera donc obtenue en recherchant les points où la direction des couches du grain est parallèle à celle de l'un des nicols (ou perpendiculaire à l'autre).

Dans des grains d'amidon concentriques et réguliers, à hile central, nous aurons donc une croix noire régulière dont le point d'intersection est au hile et dont les bras sont rectilignes et respectivement parallèles aux deux plans de polarisation des nicols. En effet, comme le montre la figure 17*b*, les points où les couches du grain sont parallèles à la direction des nicols sont sur une ligne droite, le grain étant régulier et concentrique.

Dans les grains excentriques, le point d'intersection des bras de la croix coïncidera encore avec le hile, mais les bras sont généralement curvilignes (fig. 17*a*). On obtiendra leur trajet en traçant partout des files cristallines perpendiculaires aux couches et en marquant dans chacune la portion qui est parallèle au plan de polarisation de l'un des nicols; ou, ce qui revient au même, puisque les deux nicols sont perpendiculaires et que les couches sont perpendiculaires aux files cristallines, en marquant les portions des différentes couches qui sont parallèles à l'un des plans de polarisation. Il en est de même pour les grains plus compliqués encore; si, par exemple, les couches présentent une sinuosité, on observe une bifurcation de la branche correspondante de la croix.

En somme, quelle que soit l'interprétation des phénomènes, ils se résument dans la règle générale suivante : toute portion des couches qui est parallèle au plan de polarisation de l'un des nicols croisés laisse le champ obscur; toute portion non parallèle à ce plan rétablit la lumière.

2. *Membranes cellulaires.* — Les membranes cellulaires présentent une assez grande diversité dans leurs propriétés optiques. Jeunes, elles sont à peu près isotropes ; de même si elles sont très riches en eau. Adultes, elles offrent une biréfringence des plus nettes. On peut pour elles, comme pour un cristal, déterminer par l'étude des propriétés optiques la valeur de l'indice. Des trois axes de l'ellipsoïde d'élasticité, l'un est toujours placé radialement dans la membrane cellulaire, les deux autres sont dans un plan tangentiel, mais leur direction est variable. Ordinairement l'axe radial est le plus petit, sauf dans les membranes subérifiées où il est le plus grand, comme dans les grains d'amidon. Quant aux deux axes du plan tangentiel, lorsque la membrane est striée, l'un d'eux est toujours parallèle à la striation ; si elle est épaissie en bandes, ou si elle est ponctuée obliquement, l'un des axes d'élasticité — ici le plus grand — est toujours parallèle aux épaississements ou au grand axe des ponctuations.

Remarquons que lorsque des membranes gonflent fortement par absorption d'eau, ce gonflement ne se fait pas uniformément. Les phénomènes optiques sont, dans ces membranes, souvent plus compliqués, et il y a une relation entre les axes de l'ellipsoïde et le gonflement hygroscopique : l'axe le plus petit coïncide, en général, avec la direction dans laquelle le gonflement est le plus fort.

Pléochroïsme.

Il nous reste à dire un mot du *pléochroïsme,* phénomène consistant en ce que des substances biréfringentes et colorées absorbent différemment un rayon polarisé suivant la direction qu'il suit, et prennent une teinte variable suivant cette direction; il y a, à angle droit, une direction de maximum et une direction de minimum d'intensité, entre lesquelles on passe par toutes les transitions.

D'observations que j'ai faites, il résulte que des cristaux d'iode très minces, transparents, obtenus en précipitant par l'acide sulfurique de l'iode dissous dans une solution aqueuse d'iodure de potassium, outre qu'ils sont biréfringents entre nicols croisés, sont nettement pléochroïques : placés au-dessus d'un nicol (le polariseur), ils laissent passer plus ou moins de lumière et paraissent, par conséquent, plus ou moins foncés (la couleur varie du brun pâle au noir) suivant la position qu'ils occupent par rapport au plan du nicol. Cela s'observe facilement en faisant tourner sous la préparation le polariseur; on emploie l'oculaire ordinaire.

Si l'on observe des cristaux biréfringents se colorant en bleu ou en violet par l'iode, des cristaux de saponarine, par exemple, on constate que si on les met sur le trajet de la lumière polarisée après coloration par l'iode, ils présentent très nettement le pléochroïsme, tandis que non colorés ils sont simplement biréfringents.

Comme l'avait antérieurement montré Ambronn (*), il en est de même pour les membranes cellulaires colorées en bleu ou en violet par l'iode et l'acide sulfurique ou par le chlorure de zinc iodé, tandis que les membranes qui se colorent en brun (membranes subérifiées, lignifiées) ne présentent pas de pléochroïsme. Les choses se passent donc comme si, dans les premières, l'iode se trouvait sous forme de particules cristallines, régulièrement orientées, tandis qu'il serait à l'état de dissolution, amorphe, dans les membranes brunies. Il paraît donc exister une relation entre les propriétés optiques des membranes cellulaires et leur manière de se comporter à l'égard des réactifs iodés.

Dans les grains d'amidon rendus violets ou bleus par l'iode, je n'ai pas constaté de pléochroïsme; cela est probablement dû à ce

---

(*) Ambronn, H., *Anleitung zur Benutzung des Polarisationsmikroskops bei histologischen Untersuchungen.* Leipzig, 1892.

que les cristaux éventuels d'iode y sont orientés dans toutes les positions possibles, conformément à la structure optique des grains d'amidon eux-mêmes, au lieu d'être régulièrement orientés, comme dans les membranes végétales.

§ III. — PÉNÉTRATION MUTUELLE DES SOLIDES ET DES FLUIDES.

a) **Pénétration des fluides dans des méats préexistants.**

1. Circulation des gaz dans des cavités étroites.

Nous avons vu que le frottement intérieur des gaz, bien que faible, n'est pas nul. Aussi le mouvement d'un gaz est-il ralenti par le frottement de ses molécules contre une paroi immobile, et cet effet se fera naturellement sentir d'autant plus — *cæteris paribus* — que la surface de friction est plus considérable en comparaison de la masse gazeuse totale. On le remarquera donc surtout lorsqu'un gaz doit s'écouler par un tube très étroit.

Si l'on accepte la théorie cinétique des gaz, on a une expression très simple pour le coefficient de frottement :

$$\eta = \frac{1}{3} d.\ L.\ c,$$

expression dans laquelle η est le frottement, d la densité du gaz L la longueur moyenne du chemin parcouru par une molécule, et c la vitesse mise à parcourir cet espace.

Comme, d'autre part, L est inversement proportionnel à la densité, il en résulte cette conséquence remarquable, prévue et vérifiée par le physicien anglais Clerk Maxwell, que le frottement d'un même gaz est indépendant de sa densité. En effet, en introduisant dans l'expression donnée plus haut la valeur $L = \frac{K}{d}$, on obtient :

$$\eta = \frac{1}{3} d.\ \frac{K}{d} \cdot c = \frac{1}{3} K.\ c.$$

Voici pour quelques gaz les coefficients de frottement η et les longueurs moyennes des chemins moléculaires L :

Gaz.	η	L (en μ)
Hydrogène (H^2)	0.000093	$0^{\mu}01855$
Azote (N_2)	0.000184	0.00986
Oxygène (O_2)	0.000212	0.01059
Anhydride carbonique (CO_2) . .	0.000160	0.00680
Vapeur d'eau (H_2O)	0.000098	0.00694

Il résulte des expériences faites, que l'air et les autres gaz s'écoulent avec une extrême lenteur par des tubes étroits. Ce phénomène d'écoulement est celui que Graham désignait sous le nom de *transpiration ;* nous l'appellerons plutôt, avec Pfeffer, *écoulement capillaire.*

L'écoulement a lieu suivant une formule tout à fait semblable à celle que Poiseuille a indiquée pour l'écoulement des liquides dans les tubes capillaires,

$$Q = K. \frac{t.\, p.\, r^4}{l},$$

c'est-à-dire que la quantité de fluide qui s'écoule en un temps donné est proportionnelle au temps t, à la quatrième puissance r^4 du rayon du tube, et en raison inverse de la longueur de celui-ci ; il faut tenir compte d'une constante K dépendant de la nature du liquide (*).

De même qu'ils s'écoulent lentement par des tubes étroits, les gaz s'écoulent avec lenteur également par un très petit orifice percé dans une plaque mince ou par un tube de verre large étiré en pointe à une extrémité.

(*) SCHAIBLE (FÜNFSTÜCK'S BEITR., IV, 1, p. 100. 1900) a montré que cette formule donne des résultats exacts pour l'écoulement de l'air par un tube capillaire.

Que l'on s'appuie ou non sur la théorie cinétique des gaz, on trouvè — en vertu de considérations mécaniques générales (*) — que la vitesse d'écoulement des divers gaz par un semblable orifice (= filtration gazeuse, in Pfeffer, 2^e^ éd., t. I, p. 169; = effusion, [Graham], in O.-E. Meyer, p. 135) doit être inversement proportionnelle à la racine carrée de leur densité, ou, ce qui revient au même, que les temps nécessaires à l'écoulement d'un même volume de divers gaz, dans ces conditions, doivent être proportionnels à la racine carrée de leur densité. C'est une relation déjà étudiée par Graham et utilisée par Bunsen pour la détermination approximative et rapide de la densité des gaz. Voici quelques-uns des chiffres obtenus par Bunsen et, en regard de ses résultats, les densités déduites des poids moléculaires :

GAZ.	Densité déduite du carré des temps d'écoulement.	Densité déduite des poids moléculaires.
Air	1.000	1.000
CO_2	1.535	1.520
1 vol. CO + 1 vol. CO_2	1.203	1.244
O_2	1.118	1.105
Gaz tonnant, obtenu par électrolyse	0.414	0.415
H_2	0.079	0.069

On voit qu'il y a approximation assez grande.

A côté des phénomènes de circulation des gaz, il faut aussi tenir compte de l'*adhésion gazeuse*, appelée encore *occlusion* (Graham), d'après laquelle des quantités plus ou moins grandes de gaz adhèrent avec une grande ténacité à la surface des corps et même dans leur intérieur. Pour le verre, les métaux, cette propriété est bien connue; elle se manifeste surtout énergiquement pour le palladium.

(*) Ostwald, *loc. cit.*, t. I, p. 176.

2. Application aux tissus végétaux.

D'après les recherches de Wiesner et Molisch (*), — confirmant les indications données par Böhm, — les membranes cellulaires végétales, s'il ne s'y trouve pas la moindre fissure, ne laissent presque pas passer les gaz lorsqu'elles sont soumises à une pression gazeuse (**). La pression n'exerce aucune influence sur le passage, c'est-à-dire qu'il n'y a pas filtration gazeuse; la faible quantité de gaz qui traverse la membrane le fait uniquement par diffusion gazeuse, s'opérant lentement : si l'une des faces de la membrane est en contact avec un gaz, l'autre pas, le gaz se dissout dans l'eau que contient la membrane, est émis sur l'autre face, et traverse ainsi, très lentement, la paroi cellulaire.

Un mouvement rapide de gaz, sous l'influence de variations de pression, ne peut donc se faire dans les plantes qu'à la condition que le gaz circule dans des espaces vides : ces espaces sont les méats intercellulaires qui sont, d'ailleurs, abondants dans la plupart des cas. Voici quelques chiffres extrêmes, donnant une idée de l'importance de ces vides dans la plante : Unger a trouvé, par exemple, que les espaces intercellulaires forment 71.3 °/₀ du volume de la feuille flottante de *Pistia texensis*, et seulement 3.5 °/₀ de la feuille charnue de *Begonia hydrocotylifolia*. Dans les feuilles de la plupart des plantes terrestres, ces espaces occupent, en moyenne, environ un quart ou un cinquième du volume total.

Pour l'aération, il faut, en outre, que les vides occupés par les gaz communiquent avec l'extérieur. Dans les parties aériennes des végétaux, les conduits et espaces intercellulaires aboutissent

---

(*) Wiesner und Molisch, *Untersuchungen über Gasbewegung in den Pflanzen* (Sitz.-Ber. K. Akad. Wissensch. Wien, Mathem.-Nat. Classe, Bd XCVIII, pp. 670-713, 1889. — Résumé dans le *Biolog. Centralbl.*, Bd XLI, 1890, S. 19.)

(**) Signalons cependant que Steinbrinck (*Luftdurchlässigkeit der Zellmembran*, in Ber. d. deutsche botan. Ges., Bd XVIII, 1900, p. 275) trouve, contrairement à Wiesner et Molisch, que les membranes sèches, lignifiées ou non, sont fort perméables à l'air.

à des orifices externes : stomates, — qui peuvent s'ouvrir et se fermer, — lenticelles du liège, dont la « porosité » varie également (*); ou, dans certains cas, à des parties poreuses du liège non différenciées en lenticelles (on a alors le *Porenkork*, liège poreux, de Klebahn); — ou bien encore il y a des racines aériennes « respiratoires », par lesquelles se font les échanges gazeux. Tous ces orifices peuvent être réunis sous le nom de *pneumathodes*, comme le propose Jost.

Pour la facilité de ces mouvements gazeux, il importe que les stomates ne soient pas obstrués par des lamelles liquides (**), puisqu'alors la diffusion, beaucoup plus lente, se substitue à la filtration. Cela nous explique toute une série de particularités qui s'observent chez les végétaux : localisation prépondérante des stomates à la face inférieure des feuilles, écoulement facile de l'eau, pointes d'égouttement de nombreuses feuilles, de même que le fait que diverses feuilles ne se mouillent pas par l'eau, etc.

Dans la mesure où la vérification a pu être faite, on a trouvé que les lois que nous avons étudiées dans le cas d'orifices inorganiques se vérifient dans les tissus végétaux : Wiesner a trouvé (***), notamment, que la vitesse d'écoulement d'un gaz par les stomates est en raison inverse de la racine carrée de sa densité.

Cependant il y a une exception intéressante. L'écoulement par les espaces intercellulaires ne répond pas à la formule de Poiseuille applicable à un tube rigide :

$$Q = K\frac{t.\,p.\,r^4}{l}.$$

Cela tient sans doute à des modifications du diamètre et de la courbure des espaces intercellulaires sous l'influence de la pression gazeuse régnante. Ces modifications peuvent être trop faibles pour

---

(*) H. Devaux, *Sur le rôle des lenticelles*, p. 220, 1900.

(**) Naegeli et Schwendener (cit. in Pfeffer, p. 179, note 2) ont montré que l'obstruction des petits orifices par l'eau est très efficace.

(***) Cité dans Wiesner und Molisch, *loc. cit.*, pp. 684 et 707.

s'observer au microscope, et cependant, comme l'écoulement est proportionnel à la *quatrième puissance* du rayon, — avoir déjà un effet très sensible sur le résultat.

Il est facile de démontrer que c'est bien par les stomates que se fait essentiellement l'échappement et l'entrée des gaz dans les végétaux. Les deux expériences que voici le prouvent clairement. Dans l'une, on exerce une aspiration sur l'air que renferme le récipient dans lequel se trouve l'extrémité libre d'un pétiole, immergée sous une couche d'eau : on voit de nombreuses bulles de gaz se détacher successivement de la section, et si le gaz dans lequel est plongé le limbe de la feuille est, par exemple, CO_2, on s'assure aisément que c'est bien ce gaz qui se dégage dans l'eau. Dans l'autre expérience, on exerce, au contraire, une pression sur le gaz dans lequel se trouve l'extrémité du pétiole, et on constate qu'il se dégage à la surface de la feuille, dans l'eau, des bulles de gaz : ces bulles s'échappent par les stomates, tandis que dans le premier cas c'était par ceux-ci que pénétrait le gaz; les stomates et les espaces intercellulaires sont, en effet, les seuls espaces par lesquels puisse circuler aussi rapidement un gaz en quantités aussi notables.

Là où il y a un système intercellulaire bien développé, de faibles variations de pression suffisent déjà à amener la circulation des gaz; et, d'autre part, l'inégale diffusion des différents gaz amène déjà de continuelles modifications dans les pressions des gaz circulants. De là, la méthode des *Gasblasenzählen*, basée sur l'expérience que voici : dans un récipient contenant de l'eau chargée de CO_2, on immerge une plante aquatique, puis on l'expose à la lumière : le CO_2 est décomposé dans la plante, et bientôt il y a un excès d'O qui s'échappe par les intercellulaires; si l'on interpose un écran entre le récipient et la source lumineuse, l'émission de bulles d'O cesse aussitôt. Il est facile de compter le nombre de bulles émises : il est proportionnel à la quantité d'oxygène dégagée par la plante. Cela nous explique le grand développement des espaces intercellulaires dans les plantes aquatiques et marécageuses, en vue d'assurer l'apport d'O atmosphérique aux parties submergées. Mais l'existence de ces vides nombreux doit cependant se concilier avec la rigidité du végétal : aussi forme-t-il généralement des diaphragmes solides au niveau des nœuds. Ces diaphragmes servent à donner de la rigidité aux organes et, de plus, ils « empêchent la pénétration de vase, etc., en cas de mort de parties âgées ou de déchirures du rhizome » (*) : la chambre lésée est seule atteinte. Ces diaphragmes ralentissent le passage des courants gazeux, mais ne l'empêchent pas, car entre leurs cellules ils présentent des espaces intercellulaires permettant la circulation du gaz.

Enfin, il ne faut pas perdre de vue que le développement des espaces intercellulaires présente encore d'autres avantages pour la plante que celui de faciliter la circulation de O, de CO_2 et de la vapeur d'eau. Ils peuvent faciliter la flottaison, être utilisés pour le dépôt de sécrétions, rendre les tiges aériennes plus légères (Graminacées, Ombellacées, etc.).

Dans les plantes terrestres qui plongent dans l'air, l'oxygène pénètre presque toujours en quantité suffisante dans les tissus par la simple diffusion, sans qu'il y ait besoin de stomates; il n'en serait plus de même si la cuticule était très développée. Mais ce n'est qu'en faible quantité que le CO_2 se trouve dans l'atmosphère, et c'est surtout pour l'introduction de ce gaz que la circulation facile (par les méats intercellulaires et les stomates) de grandes quantités d'air est nécessaire. On s'explique ainsi que les stomates soient peu nombreux ou absents dans les organes pauvres en chlorophylle ou tout à fait privés de celle-ci, — à moins que la cuticule ne soit par trop épaisse, auquel cas les stomates seront utiles pour la circulation des gaz autres que CO_2; — par contre, là où la chlorophylle est abondante, les stomates s'accumulent en grand nombre.

Si une cavité interne de la plante ne communique avec l'extérieur par aucun orifice, les gaz n'y pénétreront que très lentement, uniquement par diffusion à travers les membranes. Aussi le vide (= pression négative) qui se produit dans le système vasculaire par l'effet de la transpiration, lorsque l'afflux d'eau n'est pas égal

---

(*) PFEFFER, *Pflanzenphysiologie*, 2e éd., I, p. 162, 1897.

à l'émission, se maintient-il assez longtemps. La respiration tend à produire également une pression négative : en effet, l'oxygène est assimilé dans la cellule, il est remplacé par une quantité sensiblement égale de CO_2, mais celui-ci est beaucoup plus soluble et diffuse plus rapidement que l'oxygène à travers les membranes cellulaires, et il en résulte bientôt un vide partiel, l'oxygène pénétrant moins vite que ne sort CO_2.

3. Circulation des liquides dans des cavités étroites (Capillarité).

On possède une méthode simple pour déduire la formule de la capillarité.

Soit une surface quelconque plongée dans un liquide qui la mouille sur une longueur l, et soit γ la tension superficielle de ce liquide. En vertu des forces de tension superficielle, la surface liquide tend à se rapetisser et une certaine quantité de liquide est soulevée le long de la paroi ; le phénomène s'arrêtera lorsque le poids P du liquide soulevé fera équilibre à la tension superficielle existant le long du solide, c'est-à-dire lorsqu'on aura

$$P = \gamma l.$$

Cette relation permet le calcul de la formule de la capillarité.

Plongeons un tube cylindrique capillaire dans un liquide qui le mouille : nous constatons que le liquide s'élève à une certaine hauteur dans le tube. Appelons r le rayon de celui-ci, h la hauteur d'ascension du liquide, d sa densité. Dans le cas actuel, l (longueur sur laquelle la surface est mouillée) est égal à $2\pi r$, et, d'autre part, $P = \pi r^2 hd$. En introduisant ces valeurs dans la formule $P = \gamma l$, nous obtenons :

$$\pi r^2 hd = \gamma 2\pi r,$$

d'où

$$rhd = 2\gamma$$

et

$$h = \frac{2\gamma}{rd},$$

c'est-à-dire que la hauteur d'ascension d'un liquide dans un tube capillaire est proportionnelle à la tension superficielle et en raison inverse du rayon du tube et de la densité du liquide. Il y a là un moyen simple de trouver la valeur de la tension superficielle d'un liquide. En effet, on peut tirer de la valeur de h celle de γ, soit

$$\gamma = \frac{1}{2} hrd;$$

γ est donc calculé à l'aide de la hauteur d'ascension dans le tube capillaire.

Cependant il y a une légère cause d'erreur dont il faut tenir compte : le frottement du liquide contre la paroi. On peut éliminer ce facteur comme suit. On détermine une première hauteur d'ascension h' en plongeant simplement le tube dans le liquide, puis une deuxième h'' en aspirant d'abord le liquide dans le tube et en laissant ensuite le niveau se rétablir normalement : dans les deux cas intervient le frottement, mais dans l'un il agit de façon à diminuer la hauteur d'ascension, tandis que dans l'autre il retient le liquide à un niveau supérieur au premier. La moyenne entre h' et h'' sera la valeur cherchée, h.

Ces faits s'appliquent même à des tubes extrêmement étroits, dont le diamètre peut n'être que de 3 μ; mais si le diamètre devient plus faible encore, on constate des irrégularités dans les résultats. Lehmann a obtenu dans des tubes à diamètre minime des ascensions de 100 pieds.

Les frottements et les mélanges exerçant une influence parfois fort notable, il faut que les tubes que l'on emploie soient extrêmement propres; j'ai eu l'idée de recourir, à cet effet, à des tubes fermés à la verrerie même, pendant qu'ils étaient encore chauds.

On vient de voir que l'ascension s'arrête dans un tube capillaire lorsque le poids de la colonne soulevée (augmenté des frottements) fait équilibre à la traction ascendante par suite de la tension superficielle. Il en résulte que pour un liquide *sans pesanteur* dans un tube *idéalement propre*, l'ascension doit continuer indéfiniment, même si le tube est large. C'est ce que Plateau a réalisé expérimentalement, en plongeant un tube très bien nettoyé dans une masse d'huile flottant dans le mélange hydro-alcoolique de même densité.

A propos des gaz, nous avons parlé de l'adhésion gazeuse. De même, pour les liquides il faut envisager les phénomènes d'*adhésion aux solides*. De petites quantités de liquides adhèrent avec une incroyable ténacité aux surfaces solides, mais différemment suivant le solide considéré : il y a là des « hygroscopicités superficielles » très inégales; l'adhésion est faible pour le quartz, plus grande pour l'agathe; le camphre est fort hygroscopique, le thymol l'est faiblement; le palladium — pour lequel l'adhésion gazeuse est considérable, comme nous l'avons dit — se fait de nouveau remarquer par son grand pouvoir d'absorption (Graham).

Mais il est extrêmement difficile de dire sous quel état se présente cette mince couche adhérente ou « adsorbée ». Doit-elle être regardée comme à l'état solide (« feste Lösung »), ou liquide, ou gazeux? Il semble qu'un état gazeux très condensé est le plus probable, de sorte que nous rentrerions ici dans le cas de l'adhésion gazeuse.

4. APPLICATION AUX TISSUS VÉGÉTAUX.

L'expérience montre que l'eau monte approximativement à 30 millimètres dans un tube capillaire en verre de 1 millimètre de diamètre. On en déduit, en vertu de la formule $h = \frac{1}{r} \frac{2\gamma}{d}$ que pour un tube dix fois plus étroit, soit $0^{mm}1$ de diamètre, l'ascension sera de 300 millimètres, et pour un tube de 1 μ, l'eau s'élèvera à 30 mètres. Mais nous avons vu que ce n'est que pour les tubes mesurant au moins 3 μ de diamètre — ce qui correspond à une ascension de 10 mètres — que la chose se vérifie de façon satisfaisante; au-dessous de 3 μ des perturbations se produisent.

On obtient sensiblement les mêmes valeurs pour les tissus végétaux que pour les tubes de verre, plutôt un peu moindres (*).

(*) NOLL, in STRASBURGER, NOLL, SCHENCK, SCHIMPER. *Lehrbuch der Botanik*, p. 154.

Cela ferait pour des vaisseaux ordinaires de 10 à 100 μ de diamètre une ascension capillaire d'environ 3 mètres à 30 centimètres.

Au point de vue de l'ascension capillaire, il est important de noter que le système des vaisseaux des plantes étant fermé par des parois cellulaires à ses deux extrémités, représente une canalisation *idéalement propre;* le facteur « frottements » dus à des corps étrangers, poussières, etc., est donc sans importance. Toutefois la mouillure pourrait y être imparfaite par suite de la diffusion de gaz, de bulles restées adhérentes aux ponctuations, par suite de sécrétions de la plante passant dans les vaisseaux, etc.

Le fait que les vaisseaux sont susceptibles d'imbibition par l'eau contribue à assurer une bonne mouillure, mais il ne modifie pas autrement la hauteur d'ascension capillaire. Du moins dans des expériences faites jadis avec Massart au moyen de tubes de verre tapissés intérieurement d'une couche de gélatine, n'ai-je pu constater que l'ascension en fût accrue. Schwendener (*) est arrivé à la même conclusion en 1892.

5. CIRCULATION DES MÉLANGES DE GAZ ET DE LIQUIDES DANS DES CAVITÉS ÉTROITES (CHAPELETS CAPILLAIRES OU CHAPELETS DE JAMIN).

Sous le nom de *chapelets de Jamin* (fig. 18), on désigne une colonne capillaire formée d'un plus ou moins grand nombre d'index liquides alternant avec des espaces occupés par un gaz. La circulation d'un tel chapelet présente des phénomènes s'écartant de ceux que nous avons étudiés jusqu'ici.

D'abord, le poids d'une telle colonne est naturellement moindre que celui d'une colonne liquide continue de même longueur et de même diamètre, et plus forte sera la proportion de bulles gazeuses, moins grand sera ce poids. Toutes choses égales d'ailleurs, la tension superficielle pourra donc soulever un chapelet capillaire plus haut que

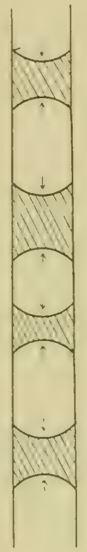


FIG. 18.

(*) SCHWENDENER, *Gesamm. Botan. Mittheil.*, 1898, I, pp. 257 et suivantes.

ce n'est le cas dans l'ascension capillaire d'une colonne liquide continue.

En outre, on constate qu'il est extrêmement difficile de déplacer un tel chapelet et qu'il constitue un obstacle considérable à la transmission des pressions. Nous avons vu, en effet, que la composante normale de la pression, dirigée vers l'intérieur du liquide, pour toute surface liquide courbe est

$$P = N \pm Q = N \pm \gamma\left(\frac{1}{\rho} + \frac{1}{\rho'}\right).$$

Dans le cas actuel la formule se simplifie, les courbures terminales des index liquides, contenus dans un tube cylindrique, étant les mêmes pour chaque index, ρ' étant donc égal à ρ, et comme ces surfaces courbes sont concaves, ρ est négatif. Donc, *en prenant* ρ *avec sa valeur absolue*, on a

$$Q = \gamma\left(\frac{1}{-\rho} + \frac{1}{-\rho'}\right) = -\frac{2\gamma}{\rho}$$

et par conséquent

$$P = N - \frac{2\gamma}{\rho}.$$

Si le tube est bien cylindrique, les deux ménisques concaves de chaque index sont égaux, les pressions normales correspondantes P le sont aussi et se neutralisent. Mais il n'en sera plus de même si une pression extérieure vient à être exercée. Soit, par exemple, une pression H agissant sur le chapelet capillaire. Son premier effet sera vraisemblablement de creuser davantage le premier ménisque, ce qui en augmentera la courbure et diminuera (en valeur absolue) le rayon ρ qui devient ρ_1. On a donc alors comme valeur de la résultante P_1 :

$$P_1 = N - \frac{2\gamma}{\rho^1}$$

où ρ_1 est plus petit que ρ. Donc P_1 est plus petit que P.

A l'autre extrémité de l'index, l'effet de la pression sera d'aplatir le ménisque, d'en diminuer donc la courbure (en valeur absolue), c'est-à-dire d'augmenter la valeur de ρ qui devient ρ_2. Donc

$$P_2 = N - \frac{\gamma}{\rho_2}$$

où ρ_2 est plus grand que ρ. Par conséquent P_2 est plus grand que P.

La pression transmise à la bulle gazeuse suivant le premier index est donc égale à $\underset{\rightarrow}{H} + \underset{\rightarrow}{P_1} - \underset{\leftarrow}{P_2}$, et comme P_2 est plus grand que P, donc aussi plus grand que P_1, cette pression est moindre que la pression H, c'est-à-dire qu'une partie de la valeur de celle-ci s'amortit.

Il en est de même pour tous les index successifs. La pression transmise va donc en diminuant régulièrement à chacun d'eux, et avec un nombre suffisant d'index, on peut annuler ainsi une pression quelconque. Jamin est arrivé de cette façon à conserver dans un tube pendant quinze jours des pressions de trois atmosphères, sans qu'il y eût diminution aucune; de même, au moyen d'un tube ouvert occupé par un chapelet à grains assez nombreux, il a pu fermer hermétiquement un baromètre.

Ces effets sont encore plus marqués quand les index liquides sont fortement fixés à l'endroit où ils se trouvent : on y arrive en employant, au lieu d'un tube cylindrique, un tube présentant des étranglements et des dilatations. Une fois mouillé, il conserve du liquide aux étranglements, tandis que les dilatations renferment autant de bulles gazeuses. Avec huit étranglements, on maintient dans le tube une pression de deux atmosphères.

« Si un pareil tube est plein d'eau et qu'on y chasse un courant du même liquide par l'une de ses extrémités, elle filtre très facilement; mais si, au contraire, on y comprime de l'air, l'eau sera chassée, des indices resteront dans les étranglements et bientôt ils détruiront la pression (et l'air ne passe pas). Si, au contraire, le tube contient de l'air et si l'on y envoie de l'eau, elle détruira les index, remplira le tube et finira par filtrer (*). »

(*) Jamin, *Cours de physique*, 3^e édit., I, p. 232.

Dans les corps poreux, nous avons précisément les conditions réalisées dans les tubes à étranglements. De là les actions capillaires énormes exercées par ces corps, ainsi que Jamin (*) l'a théoriquement établi. Il a montré qu'il s'y produit des pressions de plusieurs atmosphères (trois à quatre atmosphères) que l'on peut mesurer en scellant un petit manomètre à mercure dans le corps poreux et en plongeant alors celui-ci dans l'eau : le liquide y pénètre et exerce sur le mercure une pression facilement déterminable. On peut aussi faire le vide dans un réservoir rempli d'eau en le mettant en communication avec un bloc poreux. De là également l'ascension de l'eau à plus de 10 mètres dans un cylindre poreux vertical et indéfini.

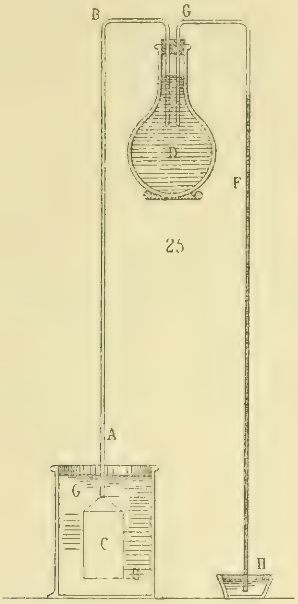


Fig. 19.
(D'après Jamin.)

Jamin s'en est servi pour construire un schéma assez intéressant (fig. 19). On plonge dans l'eau un corps poreux C qui est mis en communication par l'intermédiaire d'un tube avec un vase D à parois permettant l'évaporation du liquide qu'il renferme (alcaraza). Le corps poreux absorbe de l'eau, la transmet à l'alcaraza et celui-ci la perd par évaporation. On réalise donc ainsi un dispositif semblable au végétal : le corps poreux représente les racines; le tube, les vaisseaux; l'alcaraza, les feuilles.

6. Application aux végétaux.

Dans les vaisseaux des plantes existent, au moment de la pleine transpiration, des chapelets de Jamin : car les petits vides qui

---

(*) Jamin, *Leçons sur les lois de l'équilibre dans les corps poreux.*

tendent à se produire dans la colonne liquide se remplissent bientôt de vapeur d'eau ainsi que des gaz qui étaient dissous dans l'eau et qui s'en échappent.

Nous reviendrons sur ce sujet en parlant de l'ascension de la sève dans les plantes.

b) **Pénétration dans des espaces intermoléculaires.**

Dans l'étude de la pénétration des liquides dans des espaces non visibles au microscope, ou intermoléculaires, deux cas sont à considérer, selon que l'écartement des particules du solide est limité et que celui-ci conserve sa cohésion, ou qu'il y a écartement illimité et perte de la cohésion du solide.

α. Pénétration des liquides dans des espaces intermoléculaires avec écartement limité des particules du solide et conservation de sa cohésion.

Il s'agit dans ce premier cas des phénomènes d'*imbibition*. Entre celle-ci et la capillarité ordinaire, il n'y a, somme toute, aucune différence tranchée, la distinction entre ces deux phénomènes reposant simplement sur une question de diamètre de l'ouverture où passe le liquide, et l'on va graduellement, par des méats de plus en plus étroits, de la capillarité à l'imbibition.

Si dans l'espace capillaire séparant deux plaques mobiles on fait pénétrer de l'eau, le ménisque capillaire — par suite de la tension superficielle — tend à rapprocher les surfaces solides, jusqu'au moment où la distance les séparant est égale à deux fois le rayon d'action de la paroi sur le liquide, c'est-à-dire au double du rayon d'action des forces moléculaires; alors cette couche est retenue avec une grande énergie et tend à se reconstituer lorsqu'on diminue son épaisseur. Aussi lorsqu'on arrive à obtenir une couche liquide ayant moins du double du rayon d'action des forces moléculaires, on constate qu'une plus grande quantité d'eau tend à pénétrer entre les deux plaques et que celles-ci s'écartent l'une de l'autre. Suivant les cas, on observera donc un rapprochement ou un écartement des surfaces solides.

C'est ce que les expériences d'Askenasy (*) confirment. Prenons deux piles de lamelles pour préparations (Deck-Glass), de même hauteur, et plaçons-les l'une à côté de l'autre; puis imbibons d'eau l'une d'elles : nous constatons aussitôt que la hauteur du paquet imbibé diminue. Voici quelques chiffres empruntés à Askenasy : Dans une expérience, vingt lamelles sèches forment une pile haute de 3,560 μ (A): on ajoute alors l'eau et la hauteur n'est plus que de 3,517 μ (B); on laisse évaporer l'eau d'imbibition et l'on a 3,417 μ (C); mais en ajoutant de nouveau de l'eau le système augmente de volume et l'on obtient approximativement la valeur B. Donc, suivant les cas, l'addition d'eau amène une contraction ou une dilatation. Il est vrai que le rayon d'action étant d'environ 0.05 μ pour l'eau, cela indique que dans l'imbibition les méats (invisibles) auraient en tout cas moins de 0.1 μ.

Les liquides et les gaz adhérents, en couche très mince, à la surface des corps (voir plus haut), sont, du reste, retenus par les mêmes forces que celles qui interviennent dans l'imbibition.

Dans le phénomène d'imbibition proprement dit, il y a donc écartement des particules ou *micelles* (tandis que dans la capillarité il y a rapprochement); l'eau se fraye des espaces intermicellaires et le corps gonfle. C'est le cas pour la gélatine, le mucilage, le papier buvard, etc. L'eau y pénètre pour réaliser les couches d'adhésion dont nous venons de parler, et cette pénétration se fait avec une force considérable. Ainsi l'on peut faire éclater des blocs de granit en y introduisant des coins de bois que l'on imbibe ensuite d'eau. Des pois secs gonflent fortement dans l'eau, et l'on arrive à leur faire soulever en se gonflant des poids d'une centaine de kilogrammes ; cette propriété est souvent utilisée pour désarticuler les os du crâne des squelettes : on remplit la cavité crânienne de pois secs qu'on imbibe ensuite et qui par leur gonflement font éclater le « récipient » qui les renferme.

On constate aussi que lorsqu'il y a eu imbibition, il est impossible par simple compression d'exprimer toute l'eau qui s'est intro-

---

(*) Askenasy, *Kapillaritätsversuche an einem System dünner Platten*, 1900.

duite dans le corps. De même, par l'imbibition il se produit un échauffement dû probablement, en partie, à des hydratations chimiques, mais surtout à la diminution du volume total de la masse : en effet, le volume du corps imbibé d'eau est moindre que celui du corps non imbibé additionné de celui de l'eau d'imbibition, c'est-à-dire qu'il y a compression énorme. L'amidon sec peut s'échauffer ainsi par imbibition de 11°6 (Nägeli) ; or, suivant Joule, il faut comprimer l'eau de 100 atmosphères environ pour l'échauffer seulement de 0°1.

On désigne quelquefois sous le nom de *coefficient d'imbibition*, le rapport entre le poids du corps solide après et avant l'imbibition. Le coton hydrophile doit, pour être employé en chirurgie, avoir comme coefficient 18, c'est-à-dire peser dix-huit fois plus après l'imbibition que lorsqu'il est sec. La nature du liquide a une grande influence sur le coefficient d'imbibition. Voici quelques chiffres qui le prouvent, et que j'emprunte à Bordier.

Pour du papier parchemin *végétal*, on a trouvé les coefficients que voici :

Eau	1.59
Solution carbon. de soude $^1/_{10}$ . . .	1.53
— — — $^1/_5$ . . .	1.49
— acide sulfurique $^1/_{10}$ . .	1.56
— chlorure de sodium $^1/_{10}$ . .	1.45
Alcool à 85°	1.03

De ces divers liquides, l'eau a donc le coefficient le plus élevé. Dans le cas du parchemin *animal*, on constate au contraire qu'il y a des substances plus absorbées que l'eau, comme le montrent les chiffres ci-dessous :

Eau	2.61
Solution carbon. de soude $^1/_{10}$ . . .	2.19
— acide sulfurique $^1/_{10}$ . . .	2.72
— acide citrique $^1/_{10}$	6.60
Alcool à 85°	1.18

Ainsi, dans l'acide citrique $^1/_{10}$ le parchemin animal augmente quatre à cinq fois de volume.

En revanche, si nous plongeons une telle membrane, imbibée préalablement d'eau, dans une solution saline de coefficient moindre que l'eau, ou si nous la saupoudrons de sel, après un certain temps la membrane renfermera également de ce sel, et comme le coefficient d'imbibition pour la solution saline est ici moindre que pour l'eau pure, elle devra perdre une certaine quantité d'eau; on voit une partie du liquide absorbé d'abord suinter et s'écouler.

Nous ne possédons pas encore de bonne théorie de l'imbibition (*) et ces diversités dans les coefficients d'imbitition demeurent jusqu'ici inexplicables.

Il en est de même pour les expériences de Hofmeister (**) et de Pascheles (***), d'après lesquelles le gonflement de la gélatine par imbibition est plus fort dans les solutions moyennement concentrées de chlorures alcalins que dans l'eau, et plus fort encore dans les bromures et les nitrates, tandis que le gonflement est moindre que dans l'eau dans les solutions de sulfates, citrates et tartrates.

Il arrive rarement que le véhicule (l'eau par exemple) et les matières qu'il tient en dissolution circulent avec une égale vitesse dans le corps qui s'imbibe; lorsqu'un solide est donc plongé dans une solution qui l'imbibe, l'eau pénétrant facilement alors que le sel dissous ne pénètre que lentement, il en résulte que la solution interne est moins concentrée que la solution externe.

Dans le protoplasme vivant, l'eau pénètre aisément; de même, avec plus ou moins de facilité, l'urée, l'ammoniaque, l'alcool, l'éther, le chloroforme, tandis que la plupart des substances solubles ne pénètrent que très peu ou point, à cause de la « semi-perméabilité » du protoplasme vivant, dont nous parlerons plus loin. Dans les tissus morts, au contraire, beaucoup de ces corps solubles pénètrent et s'accumulent même avec une extrême facilité.

(*) Cf. R. Höber, *Ueber die Bedeutung der Theorie der Lösungen für Physiologie und Medizin.* (Biolog. Centralbl., 1899, p. 277) et *Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe,* 1902, p. 165.

(**) Hofmeister, *Zur Lehre von der Wirkung der Salze.* (Arch. f. exper. Pathol., XXVIII, p. 210.)

(***) Pascheles, cité dans Höber, *Physik. Chemie,* p. 165.

C'est ce qui permet la coloration des tissus, en histologie, à l'aide des solutions de substances colorantes.

En se basant sur les différences dans la vitesse de pénétration des matières solubles, Duclaux et surtout Goppelsroeder (*) sont parvenus à séparer des corps que l'on avait en vain tenté d'isoler jusqu'alors.

Disons quelques mots des changements de volume amenés par l'imbibition ou la dessiccation, c'est-à-dire des phénomènes d'hygroscopicité. Ce sont des phénomènes purement physiques, pouvant exister dans des éléments morts et dus à un inégal pouvoir d'imbibition des membranes cellulaires des deux faces d'un organe ainsi qu'à une inégale disposition des élements sur ces deux faces. Si l'une de celles-ci s'imbibe plus fortement que l'autre, elle s'allongera davantage et il se produira une courbure hygroscopique.

Application aux végétaux.

Les mouvements hygroscopiques sont bien connus chez certains végétaux. L'un des exemples les plus connus est celui de la « Rose de Jéricho » (*Anastatica hierochuntica*), Crucifère du Sahara, qui, lorsqu'on la plonge dans l'eau après dessiccation, s'étale et abandonne ses graines; c'est là sans doute un phénomène dont l'effet biologique est de ne permettre la dissémination que quand la saison des pluies est arrivée. Le même phénomène s'observe pour les capitules de quelques Composées : *Asteriscus pygmaeus* ou « vraie rose de Jéricho », *Carlina*, *Centaurea Scabiosa*, etc.

Il en est de même en ce qui concerne la mise en liberté des graines mûres. Une Euphorbiacée, *Hura crepitans*, projette ainsi ses graines à 50-100 mètres de distance! Un *Geranium* de notre pays, *G. phaeum*, les lance à 13 mètres...

Un autre cas intéressant est celui des graines pénétrantes, « se vrillant » dans le sol ensuite de phénomènes d'imbibition. Chez *Erodium*, par exemple, on constate que les carpelles se tordent

---

(*) Goppelsroeder, *Capillar Analyse*.

lorsque le temps est sec, se détordent quand il fait humide; lorsque la graine est donc tombée sur le sol, les alternatives de dessiccation et d'humidité provoquent des torsions et des détorsions la faisant pénétrer peu à peu dans le sol. Chez *Stipa*, on observe également que les graines s'enfoncent spontanément dans le sol, grâce aux torsions en tire-bouchon de leurs arêtes.

Le raccourcissement et l'allongement sont toujours dus dans ces cas à des éléments morts, *à parois épaissies*, disposés de façon que leurs différentes couches se gonflent inégalement par absorption d'eau ou se raccourcissent inégalement par perte d'eau. Ce sont des éléments à ponctuations transversales, et le mouvement se fait perpendiculairement à celles-ci. Ce sont donc des éléments « dynamiques », distincts des autres stéréides, qui sont « statiques ».

Un bel exemple d'imbibition est donné par les spores d'*Equisetum* dont une partie de la membrane est différenciée en quatre lanières ou *élatères* qui par la dessiccation s'étalent, tandis qu'elles s'enroulent par l'humidité; cela permet la rencontre des spores, qui s'accrochent ensemble, union utile à cause de la diécie des prothalles.

Un autre cas est celui des sporanges des Polypodiacées. Ils présentent un anneau à épaississement intéro-latéral qui, par suite de la dessiccation, tend à se redresser; ce mouvement déchire la paroi du sporange en un endroit placé en avant de l'anneau et ne présentant pas d'épaississement. De même, le péristome des Mousses aide à ouvrir l'urne lorsqu'il fait sec, et la ferme — protégeant ainsi les spores — lorsqu'il fait humide.

Fréquents dans les tissus morts, les phénomènes d'hygroscopicité ne sont naturellement pas exclus des tissus vivants des végétaux. Certaines Mousses, Hépatiques, Algues et Fougères peuvent se dessécher complètement tout en restant vivantes; il suffit de les humecter d'eau pour les voir s'étaler à nouveau. Bureau a donné (*)

(*) Éd. Bureau, *Sur une nouvelle plante reviviscente.* (Compt. rend. Acad. Sc. [Paris], CX, 1890, p. 318.)

une liste de ces plantes « reviviscentes ». Ce sont surtout des Fougères et le *Selaginella lepidophylla* qui présentent le phénomène de façon frappante.

β. Pénétration des liquides dans des espaces intermoléculaires avec écartement illimité des particules du solide et perte de la cohésion.

Nous avons vu que l'on peut passer graduellement des phénomènes de *capillarité* à ceux d'*imbibition*. Dans ces derniers, il y a écartement des particules du solide par les molécules liquides et gonflement du solide. Mais le gonflement s'arrête assez tôt pour que le solide conserve encore sa cohésion.

Supposons que le phénomène aille plus loin : la cohésion disparaît, le solide se résout en petits agrégats distincts les uns des autres et distribués au sein du liquide. Nous pouvons avoir ainsi des particules solides plus ou moins grosses en *suspension* dans le liquide qui en est troublé. Si le phénomène va plus loin et que les particules sont tellement fines qu'elles traversent aisément les filtres, nous aurons une *pseudo-solution* opalescente ou même claire, dans laquelle cependant, par des procédés délicats, par la lumière polarisée notamment, nous pourrons reconnaître encore l'existence d'agrégats moléculaires en suspension. Enfin, si ces agrégats se résolvent à leur tour en leurs molécules constitutives et si l'ensemble est absolument homogène, on dit que l'on a une *solution* véritable; celle-ci sera plus ou moins *concentrée* suivant les proportions des corps en présence.

La pénétration mutuelle du solide et du liquide est donc de plus en plus complète et intime dans les termes successifs de la gradation suivante : capillarité, imbibition, suspension, pseudo-solution, solution concentrée, solution diluée, auxquels s'ajoute encore éventuellement, comme dernier terme, l'ionisation, dont nous parlerons plus tard.

L'étude des solutions a pour la physiologie, comme pour la physico-chimie, une importance très grande, et nous allons nous y arrêter.

Nous n'avons fait allusion tantôt qu'à la dissolution d'un solide dans un liquide; mais les phénomènes sont de même nature s'il s'agit de la dissolution d'un liquide dans un autre liquide, ou d'un gaz dans un liquide. Au lieu de traiter ces derniers cas quand nous nous sommes occupés des propriétés des fluides, nous en avons donc réservé l'étude pour cette partie du cours. Dès lors, nous donnerons dorénavant au mot *solution* un sens tout à fait général.

Dans une solution parfaitement homogène, — par exemple une solution d'alcool dans l'eau ou d'un sel dans l'eau, — les deux corps se conduisent exactement de même et chacun peut être regardé comme dissous dans l'autre. C'est donc arbitrairement qu'on appelle l'un *dissolvant*, l'autre *corps dissous*. Il est cependant d'usage, lorsqu'on a affaire à une dissolution assez étendue, dans laquelle l'un des corps prédomine beaucoup comme quantité, de désigner celui-ci comme le *dissolvant* et l'autre comme le *corps dissous*.

Comme nous le verrons, il y a entre les propriétés des solutions et celles des gaz de très remarquables similitudes. Aussi allons-nous être obligés de revenir encore sur quelques propriétés des gaz, en tenant compte cette fois du récipient dans lequel se trouve la masse gazeuse. Les propriétés de la paroi du récipient — ordinairement solide, quelquefois liquide — entrent ici grandement en jeu; c'était donc une raison de plus pour reporter l'étude des dissolutions à un moment où nous aurions déjà étudié les propriétés générales des fluides et celles des solides.

La tendance que possèdent les gaz à occuper tout l'espace qui leur est offert se traduit par un mouvement d'expansion de leurs molécules que nous retrouverons pour les solutions dans le phénomène de *diffusion*, tendance du corps diffusant à occuper tout le volume liquide. Un obstacle empêche-t-il les molécules d'un gaz de se déplacer ainsi, il y a « bombardement » de la paroi par les molécules et il en résulte la *pression gazeuse;* de même dans les solutions, si la substance se dissolvant est arrêtée dans sa diffusion par une paroi semi-perméable, on observe un phénomène analogue, la *pression osmotique*.

Un corps (solide ou liquide) est dit *perméable* lorsqu'il se laisse traverser par un fluide donné, lorsque celui-ci peut circuler facilement entre ses molécules ; il est *imperméable* dans le cas contraire. Si l'on envisage plusieurs fluides en contact simultanément avec une même paroi, celle-ci peut être perméable pour les uns, imperméable pour les autres ; on la dit alors *semi-perméable*.

Il est utile aussi de pouvoir désigner d'un mot la propriété des fluides pour lesquels une paroi est perméable : nous les appellerons *perméants*. Lorsque la paroi est imperméable pour un fluide, nous dirons que celui-ci est *imperméant*.

Nous aurons à reparler des parois semi-perméables. Disons tout de suite qu'il en existe pour les gaz mêmes, comme le montrent les quelques exemples que voici : un linge mouillé est très perméable à l'eau et presque pas à l'air, qui est peu soluble dans l'eau ; si à l'aide d'un linge on ferme un tube rempli d'eau, l'air n'y pénètre pas (expérience de Sir W. Thomson) ; à proprement parler, le linge n'est pas ici une paroi semi-perméable, car l'air imperméant n'est pas dissous dans l'eau perméante. Un cas plus frappant est celui d'une vessie de porc imbibée d'eau, qui est très perméable au gaz ammoniac et très peu à l'air. Nernst, se basant sur ce fait, a imaginé la remarquable expérience que voici : Au moyen d'une vessie de porc humide on ferme l'une des branches d'un manomètre à mercure ouvert ; puis on fait arriver du gaz ammoniac dans une cloche dont on a recouvert la branche ainsi fermée du tube : il diffuse à travers la vessie, tandis que l'air se trouvant au-dessus du mercure ne peut diffuser aussi rapidement en sens inverse ; il en résulte donc un excès de pression de quelques dixièmes d'atmosphère, qui se traduit par le déplacement du mercure, s'élevant dans la branche ouverte. Enfin, on sait qu'une plaque de palladium, surtout à chaud, est très perméable pour l'hydrogène et non pour les autres gaz.

Qu'arrive-t-il si une telle paroi semi-perméable est mise sur le trajet d'un mélange gazeux ?

Imaginons d'abord un vase *inextensible* renfermant un gaz quelconque, imperméant pour la paroi donnée. Le gaz exerce sur celle-ci une pression due, d'après la théorie cinétique des gaz, au bombardement moléculaire ; si nous diminuons le volume, la pression augmentera en raison inverse. Supposons, de plus, que la paroi du vase soit poreuse, imperméable à l'azote gazeux, perméable à l'hydrogène gazeux, c'est-à-dire qu'elle soit semi-perméable au mélange de ces deux gaz N + H (c'est, par exemple, le cas pour une paroi de Pd). Remplissons le vase d'*azote* gazeux à la pression p et plongeons-le dans une atmosphère indéfinie d'hydrogène à la pression d. L'hydrogène, étant perméant pour la paroi et tendant à occuper le plus grand volume possible, pénétrera dans le vase jusqu'au moment où sa pression à l'intérieur de celui-ci sera la même que celle qu'il exerce à l'extérieur, soit d. Le vase poreux, imperméable pour l'azote, renferme donc à présent un mélange de N et de H, et la pression totale intérieure est devenue $p + d$. Il y a donc dans le récipient un excès de pression par rapport à l'atmosphère ambiante, et cet excès d est dû uniquement au gaz imperméant N.

Ces conditions sont à peu près réalisées dans l'expérience que voici : On prend un flacon à deux tubulures que l'on remplit d'eau. A travers les deux tubulures passent deux tubes en verre. L'un de ceux-ci plonge par l'une de ses extrémités dans le liquide, tandis que son autre extrémité, que l'on peut étirer, est libre. L'autre tube se termine d'une part dans le flacon, de l'autre à l'intérieur d'un vase poreux de pile, fermé complètement et renfermant de l'air. Un tel vase est très perméable à l'hydrogène gazeux, très peu à l'air. Si donc nous le plongeons dans une atmosphère d'hydrogène, — ce qui est aisément réalisé en coiffant le vase poreux d'une cloche dans laquelle nous faisons arriver un courant d'hydrogène ; — ce gaz pénétrera beaucoup plus vite que ne pourra en sortir l'air qu'il renferme. Il en résulte bientôt dans le système un excès de pression qui agit sur l'eau que contient le flacon et la chasse par le tube effilé occupant la deuxième tubulure. On obtient donc un jet d'eau.

Au lieu d'une paroi inextensible, admettons à présent que la paroi soit *extensible* et *élastique*. Supposons le même dispositif que tantôt : un vase renfermant de l'azote gazeux, plongé dans une atmosphère d'hydrogène gazeux pour lequel sa paroi est perméable tandis qu'elle ne l'est pas pour l'azote. H pénètre donc dans le vase et la pression interne tend à devenir $p + d$. Mais par l'excès de pression p ainsi produit le récipient commence à gonfler, — sa paroi étant extensible, — ce qui permet à de nouvelles quantités d'hydrogène d'y pénétrer, et ainsi de suite. L'hydrogène ainsi englobé en quantité de plus en plus grande reste toujours à la pression d ; au contraire, l'azote, n'augmentant pas en quantité, mais occupant un volume de plus en plus considérable (par suite du gonflement du récipient), exerce une pression de moins en moins grande. L'excès de pression p diminue donc graduellement, et d'autre part, l'élasticité de la paroi, mise en jeu, devient de plus en plus grande à mesure qu'elle est plus distendue. Il y aura nécessairement un moment où cette élasticité fera équilibre à la force de pouvoir décroissant δ, c'est-à-dire à l'excès de pression interne. A ce moment, le phénomène s'arrête ; il y a encore par rapport à la pression du milieu ambiant un excès de pression interne dû uniquement à l'azote, mais cet excès est égal à δ, par conséquent moindre que dans le premier cas étudié.

Nous n'avons pas besoin, à la rigueur, de considérer dans cette expérience l'hydrogène, et nous pouvons supposer que notre vase plein d'azote est plongé dans le *vide*, l'éther des physiciens. Alors encore, il y a augmentation de volume par suite de l'excès de pression dû à l'azote, et le gonflement ne s'arrêtera que lorsque l'élasticité de la paroi fera équilibre à l'excès de pression δ de plus en plus faible.

La seule chose importante donc, c'est qu'il y ait à l'intérieur du récipient un gaz imperméant et à l'extérieur de l'espace libre ou occupé par un gaz perméant.

Tirons de là quelques conclusions et appliquons notamment au cas des parois semi-perméables les quatre lois fondamentales des gaz que nous avons étudiées antérieurement : loi de Boyle et Mariotte, loi de Dalton, loi de la dissociation gazeuse, loi de Gay-Lussac et Dalton.

1° *L'excès de pression dans un tel système formé par un gaz en vase clos semi-perméable résulte exclusivement du gaz imperméant.*

2° Chaque molécule gazeuse exerce sa pression comme si elle était seule. Donc, à température constante, l'excès de pression est proportionnel au nombre de molécules du gaz renfermées dans l'unité de volume, c'est-à-dire à la densité de ce gaz. C'est la loi de Boyle et Mariotte. Autrement dit : *A température constante, l'excès de pression interne est proportionnel à la concentration du gaz imperméant.*

3° Si plusieurs gaz imperméants sont mélangés dans le récipient, chaque molécule gazeuse presse encore comme si elle était seule. *L'excès total de pression est donc égal à la somme des pressions qu'exerceraient les divers gaz imperméants s'ils remplissaient, chacun à lui seul, tout le récipient.* (Loi de Dalton.)

4° Pour des gaz se dissociant, il faudra tenir compte de la dissociation. Ainsi une molécule de NH_4Cl dissocié en NH_3 et HCl occupe un volume double — ou, à volume égal, exerce une pression double — d'une molécule d'oxygène ou de protoxyde d'azote N_2O. *Tout dédoublement d'une molécule gazeuse imperméante en deux molécules amène un doublement de sa pression.* Au contraire, si le dédoublement concerne le gaz perméant, cela ne modifie pas la pression dans le récipient.

5° *A volume constant, la pression augmente d'une fraction sensiblement constante pour une même élévation de température.* (Loi de Gay-Lussac et Dalton.) Cette fraction est $0.003665 = \frac{1}{273}$ de la pression à 0° C.

6° Enfin, en tenant compte de l'hypothèse d'Avogadro, nous avons vu que l'on peut synthétiser ces diverses lois en disant : *Une mole de tout gaz imperméant exerce, dans l'unité de volume, à une température donnée, une même pression.* On a, avons-nous vu,

$$p_{\mathrm{atm.}} v_{\mathrm{litres}} = RT \qquad R = \frac{p_0 v_0}{273} = 0.0821 \text{ atm.}$$

ou, en système C. G. S.,

$$p_{\frac{\tau}{M}} v_{\mathrm{cm}^3} = R_1 T \qquad R_1 = 8318\underset{M}{\overset{\tau}{.}}5$$

et pour *n* moles gazeuses quelconques,

$$P_{\text{atm.}} V_{\text{litres}} = n\text{RT}$$

ou

$$P_{\substack{\tau \\ \text{M}}} V_{\text{cm}^3} = n\text{R}_1\text{T}.$$

Passons à l'étude des *solutions*, et en particulier à celle des solutions diluées.

Si nous mettons deux solutions, du même corps dans le même dissolvant, mais de concentration inégale, en contact l'une avec l'autre, il y a, comme on sait, mouvement du corps dissous des endroits de concentration forte vers les endroits de concentration faible, jusqu'à ce que le corps soit uniformément réparti dans tout le milieu; c'est ce qu'on appelle la *diffusion*. Ce phénomène peut éventuellement s'accomplir au travers d'une paroi perméable; on le désigne alors du nom d'*osmose*. Si sur le trajet du corps se trouve, non une paroi perméable, mais bien une paroi semi-perméable par rapport à la solution, perméable pour le dissolvant et non pour le corps dissous, alors celui-ci exerce sur la paroi une pression, comme le font les gaz; c'est ce qu'on appelle la *pression osmotique*, et nous allons d'abord nous en occuper.

Il est facile de mettre cette pression osmotique en évidence. Soit un récipient à paroi extensible, élastique, semi-perméable, renfermant une solution aqueuse de sucre, par exemple, et supposons le sucre imperméant, l'eau perméante (*). Plongeons-le dans l'eau pure. De l'eau diffuse à travers la paroi vers l'intérieur du récipient, celui-ci augmente de volume, et ce phénomène tend à continuer jusqu'à ce que la concentration interne et externe soit la même, c'est-à-dire indéfiniment, le sucre ne pouvant traverser la paroi. Mais il s'arrêtera et l'augmentation de volume cessera lorsque l'élasticité de la membrane fera équilibre à l'excès de pres-

---

(*) Dans les phénomènes osmotiques, *semi-perméable* veut ordinairement dire : perméable pour l'eau, imperméable pour les substances solubles.

sion interne. C'est cet excès de pression qui porte le nom de *pression osmotique*.

Il y a deux façons d'interpréter cela. Ou bien on peut dire que le corps soluble imperméant attire l'eau ; c'est l'ancienne notion, que Reychler a cherché récemment à remettre en honneur. Ou bien, le corps imperméant presse comme un gaz, déplace la paroi, et celle-ci englobe ainsi de plus en plus d'eau (l'eau tendant à diffuser de dehors en dedans, puisqu'elle est à une concentration plus forte à l'extérieur qu'à l'intérieur).

Pour Crismer, les phénomènes osmotiques sont une manifestation de la loi générale réglant la tendance universelle à l'égalisation des facteurs « intensifs » des différentes formes de l'énergie. Les gaz et les vapeurs, dissous dans l'éther qui remplit l'espace, et les solutions liquides, peuvent être considérés comme doués « d'énergie de volume » ou « d'énergie élastique » dont le facteur « intensité » est la pression, qui est proportionnelle à la concentration. Ce facteur tend à prendre la même valeur dans les différents systèmes de solutions. Lorsque celles-ci sont séparées par des parois semi-perméables, cette tendance ne peut se manifester que par le passage du dissolvant perméant à travers la paroi, vers la solution la plus concentrée.

Pour les solutions gazeuses (les gaz), les parois des récipients sont toujours semi-perméables, car elles se laissent traverser par l'éther de l'espace. Pour les solutions liquides, on doit réaliser ces parois semi-perméables à l'aide de substances spéciales.

L'air ou un gaz quelconque intercalé entre deux solutions aqueuses laisse diffuser l'eau à l'état de vapeur, de la solution la plus diluée vers la plus concentrée, et fonctionne comme une paroi semi-perméable.

D'après van 't Hoff, il faut dire, dans l'exemple que nous avons pris, que la pression interne est due uniquement au sucre, donc au corps imperméant, car l'eau peut librement traverser la paroi. Cela confirme ce que nous avons vu pour les gaz, où c'est également le gaz imperméant qui exerce seul la pression à l'intérieur du récipient.

L'état dissous et l'état gazeux présentent d'ailleurs de grandes analogies. C'est surtout à van 't Hoff que revient le mérite d'avoir démontré la similitude des solutions et des gaz :

1° Il a insisté sur la mobilité des molécules du corps dissous, qui ont pour se disperser un grand espace et n'exercent par suite pas d'attraction sensible entre elles, comme c'est le cas pour les gaz.

2° L'état gazeux n'a ni forme ni volume propres : tout dépend de l'espace mis à sa disposition et qu'il tend à occuper en entier. Il en est de même pour les corps dissous ; l'espace libre est ici le dissolvant, et le corps soluble tend à s'y répandre uniformément, comme le font les gaz. Plus le volume du dissolvant augmente, plus les molécules s'écartent entre elles.

3° Les phénomènes de diffusion sont semblables.

4° Les phénomènes de pression gazeuse sont identiques aux phénomènes de pression osmotique.

5° La compression des molécules d'un corps dissous dans un espace limité demande du travail, leur extension en produit. Il en est de même pour les gaz : « Wie beim Zusammenpressen der Gase auf einen kleineren Raum äussere Arbeit geleistet werden muss, so verlangt auch das Zusammendrängen der Moleküle in einer Lösung auf einen geringeren Raum durch Wasserentziehung äussere Arbeit, und umgekehrt wird beim Vergrössen des Räumes durch Wasserzugaben zur Lösung Arbeit gewonnen (*) ». Cette compression d'un corps soluble sous un plus petit espace pourrait se réaliser comme suit : La solution est placée dans un récipient cylindrique dans lequel glisse un piston formé d'une matière semi-perméable, perméable à l'eau et non au corps dissous. Pour réduire l'espace occupé par celui-ci, il suffit d'abaisser le piston, en exerçant donc une pression sur la solution ; l'eau étant perméante traversera le piston, ce que ne pourra faire la substance dissoute, et par conséquent la solution, sous le piston, se concentrera de plus en plus, c'est-à-dire que l'espace occupé par le corps deviendra de plus en plus petit. Si alors on abandonne le piston à lui-même,

---

(*) H. Koeppe, *Physikalische Chemie in der Medicin*, 1900, p. 3.

il est graduellement soulevé; en effet, l'eau qui se trouve à présent au-dessus de lui le traverse de nouveau, mais en sens inverse, pour se mêler à la solution.

Remarquons donc que tous ces faits montrent que l'assimilation des gaz et des liquides est bien légitime, qu'il y a parfaite analogie.

Voici encore un cas intéressant. Dans un vase rempli d'eau je plonge verticalement un tube de verre dont l'extrémité immergée est fermée à l'aide d'une membrane semi-perméable, tandis que l'autre extrémité est ouverte. L'eau s'élève dans le tube au même niveau que dans le vase. J'introduis alors dans le tube un cristal d'une substance soluble dans l'eau et qui se répand dans le liquide contenu dans le tube; comme elle ne peut traverser la membrane semi-perméable, elle exerce une pression osmotique. Cette pression agit en tous sens : le tube rigide ne manifeste aucune modification; la paroi inférieure, si elle est extensible, se bombera plus ou moins fortement par suite de la pression; mais celle-ci aura surtout pour effet de soulever la couche superficielle du liquide et l'air adjacent, qui est comme un piston mobile. Dès lors, il y aura appel d'eau du côté opposé et entrée d'eau à travers la membrane; la colonne liquide s'élèvera dans le tube. De l'extérieur vers l'intérieur du tube, c'est la libre diffusion de l'eau, la présence du corps soluble imperméant, qui la fait pénétrer; l'eau tend donc indéfiniment à entrer dans le tube, en traversant la paroi semi-perméable, et le niveau s'élèverait indéfiniment aussi. Mais de l'intérieur vers l'extérieur s'exerce la pression hydrostatique, qui tend à faire sortir l'eau du tube. Le phénomène d'ascension du liquide s'arrêtera et le niveau sera constant lorsqu'il y aura équilibre entre ces deux forces, lorsque la pression osmotique sera équilibrée par la pression hydrostatique due au poids de la colonne liquide soulevée. La différence de niveau entre le liquide extérieur et le liquide intérieur est la mesure de la valeur de la pression osmotique.

Citons quelques exemples de parois semi-perméables faciles à réaliser et permettant de mesurer les pressions osmotiques.

1° *Appareil de Nernst.* — Une méthode assez élégante, due à Nernst, est la suivante. On prend un tube court et large que l'on ferme en bas par un morceau de vessie de porc imbibée d'eau, en haut par un bouchon que traverse un tube étroit, — et on le remplit d'une solution de benzine dans l'éther éthylique saturé d'eau; la vessie imbibée d'eau est perméable à l'éther, — soluble dans l'eau, — imperméable à la benzine. On plonge ce système dans un flacon renfermant de l'éther saturé d'eau, et l'on observe le même phénomène que tantôt : la benzine, ne pouvant sortir du tube, exerce une pression sur la paroi semi-perméable — qui se bombe — et, d'autre part, repousse la couche superficielle du liquide, et l'air, en même temps que de l'éther, pénètre dans le tube. Aussi le liquide s'élève-t-il bientôt dans le tube étroit à plusieurs décimètres au-dessus du niveau externe.

2° *Expérience de Raoult.* — Raoult réalise la même expérience en employant une paroi semi-perméable de caoutchouc, séparant de l'éther (perméant) dissous dans l'alcool méthylique (imperméant) d'avec de l'éther pur. Comme dans l'expérience de Nernst, l'éther traverse la paroi et la solution s'élève dans un tube étroit.

3° *Membranes de ferrocyanure de cuivre ou de tannate de gélatine.* — On peut produire des membranes semi-perméables vis-à-vis des solutions aqueuses, à l'aide de précipités amorphes. Traube (*) les a réalisées comme suit (cellules artificielles de Traube) : si l'on fait bouillir pendant longtemps de la gélatine, on obtient de la β-gélatine liquide à la température ordinaire; par addition de tannin, on obtient alors un précipité de tannate de gélatine, formant une membrane semi-perméable. Ou bien on produit par précipitation une membrane de ferrocyanure de cuivre : si l'on place dans une solution modérément concentrée de ferrocyanure de potassium un cristal de chlorure ou de sulfate de

---

(*) Traube, *Experimente zur Theorie der Zellenbildung.* (Arch. f. Anat. und Phys., 1867, et Gesammelte Abhandlungen, Berlin, 1899).

cuivre, il se forme autour de lui un précipité de ferrocyanure de cuivre, perméable à l'eau, imperméable au ferrocyanure de potassium et au sulfate de cuivre. L'eau, en pénétrant dans la cellule formée par précipitation autour du cristal qui s'y dissout et donne une solution concentrée, distend la membrane et la fait bientôt crever, laissant échapper la solution de sulfate ou chlorure de cuivre, laquelle, au contact du liquide externe, donne un nouveau précipité réparant la déchirure, et ainsi de suite, l'eau passant sans cesse à travers la paroi semi-perméable ainsi produite, jusqu'à ce que la pression osmotique de la solution interne et celle de la solution de ferrocyanure de potassium soient équivalentes.

Ces membranes de Traube ont été le point de départ des mesures de pression osmotique. Pfeffer (*), le premier, a fait des expériences à l'aide d'un appareil dont le principe est simple. C'est un récipient formé par une membrane de ferrocyanure de cuivre et dans lequel on met la solution étudiée ; il est fermé par un bouchon percé par le prolongement d'un tube manométrique servant à évaluer les pressions ; on plonge le récipient dans l'eau pure et l'on observe le phénomène que nous avons étudié tantôt : l'ascension de l'eau dans le tube. Pratiquement on emploie un vase poreux sur la surface interne duquel on a formé par précipitation une couche continue de ferrocyanure de cuivre.

Comme nous l'avons dit, Pfeffer fit avec cet appareil diverses expériences osmotiques, mais ce fut van 't Hoff le premier qui montra tout l'intérêt de ces recherches.

En 1895, un travail posthume de Pringsheim a fait connaître les résultats d'expériences intéressantes. L'auteur prend un tube en U au fond duquel il coule de la gélatine pure remplissant la partie inférieure des deux branches. Dans l'une de celles-ci il verse alors une solution de ferrocyanure de potassium, dans l'autre une solution de chlorure ou de nitrate de cuivre. Les deux corps diffusent à travers la gélatine et vont l'un vers l'autre ; lorsqu'ils se rencontrent, il se forme un précipité de ferrocyanure de cuivre,

---

(*) Pfeffer, *Osmotische Untersuchungen*. Leipzig, 1877.

paroi semi-perméable, régulière, très continue, bien appuyée. De ses expériences il résulte que la perméabilité de la membrane précipitée ne dépend pas de sa nature chimique, mais des conditions de sa formation. Si l'on compare diverses substances au point de vue de leur perméance ou de leur imperméance pour une même paroi, on remarque que ce n'est pas simplement la grosseur des molécules qui décide de leur passage : c'est aussi le plus ou moins d'affinité de la substance dissoute pour la paroi.

Par ces procédés, on peut donc comparer directement le pouvoir osmotique de solutions de diverses substances. Mais on peut aussi déterminer la valeur de la pression osmotique par des procédés indirects que nous allons indiquer :

1° Une première méthode est basée sur la *diminution de tension de vapeur des solutions.*

La tension de vapeur des solutions est moindre que celle du dissolvant pur. Voici la démonstration de ce fait : dans un entonnoir à tube long, et dont l'ouverture large est fermée par une membrane semi-perméable, tandis que l'extrémité du tube reste libre, on introduit une solution d'un corps imperméant ; on place alors cet appareil dans un espace clos, à température constante, où l'on a fait le vide, la partie élargie de l'entonnoir dirigée vers le bas et plongée dans de l'eau pure. De l'eau pénètre à travers la paroi semi-perméable par suite de la pression osmotique, et le niveau de la solution s'élève dans le tube. Le système sera en équilibre quand le niveau interne dépassera de h le niveau extérieur. Soit p la tension de vapeur du dissolvant pur, p' celle de la solution étudiée ; il faut prouver que p' est plus petit que p. Supposons qu'une colonne de vapeur de hauteur h exerce une pression égale à H ; pour qu'il y ait équilibre, il faut donc que l'on ait $p' + H = p$, et comme H est positif, il faut donc que l'on ait aussi $p' < p$. De là on tire : $p - p' = H$, c'est-à-dire que la hauteur de la colonne h est mesure de l'abaissement de la tension.

Donc, la différence entre la tension de vapeur du dissolvant pur et celle de la solution est proportionnelle à la hauteur d'ascension dans le tube, ou — d'après ce que nous avons vu — à la pression osmotique du corps dissous. Par conséquent, on peut déterminer la valeur de la pression osmotique d'une solution en mesurant la diminution de tension de vapeur.

a) Il y a un moyen indirect d'arriver à ce résultat. On sait que la température d'ébullition d'un liquide est celle à laquelle sa tension de vapeur atteint la valeur de la pression atmosphérique. On détermine ces températures pour le dissolvant pur et pour la solution. Si l'on appelle t la température d'ébullition du premier (moment où p correspond à la pression atmosphérique), et t' celle de la solution, on trouve que t' est plus grand que t. L'élévation du point d'ébullition (soit $t' - t$) est fonction de la pression osmotique; elle est proportionnelle à la quantité de substance dissoute dans le dissolvant.

Des solutions isotoniques (c'est-à-dire exerçant même pression osmotique) amèneront le même abaissement de tension de vapeur et la même élévation du point d'ébullition; et pour de petits écarts la pression osmotique est proportionnelle à l'abaissement de tension de vapeur. C'est sur ce principe que repose la méthode de l'*ébullioscopie*.

b) On peut employer un procédé plus simple et plus pratique : Si l'on met en présence deux solutions de tension différente, il y aura distillation de vapeurs du dissolvant des endroits à forte tension de vapeur vers ceux à tension moindre, c'est-à-dire de la solution à pouvoir osmotique plus faible vers la solution plus concentrée, qui se dilue ainsi peu à peu. En somme, la solution la plus concentrée agit à la façon d'une « paroi froide ». Nous basant sur ce fait, nous avons imaginé une nouvelle méthode, fort simple, de comparaison des pouvoirs osmotiques et, par conséquent, des concentrations moléculaires des solutions (*). On prend un petit tube capillaire dans lequel on introduit, de façon régulière, de petits index alternatifs d'une solution dont le pouvoir osmotique est connu et de la solution que l'on veut étudier, le dissolvant étant le même pour les deux, et l'on mesure au microscope la lon-

---

(*) Voyez Barger, *A microscopical Method of determining molecular Weights.* (Trans. Chem. Soc., vol. XXCV, 1904, p. 286.)

gueur de chacun de ces index. Dans les espaces intermédiaires les séparant, les index donnent une certaine quantité de vapeurs, se dissolvant peu à peu dans l'index liquide voisin. Si les deux liquides sont isotoniques, les pressions de vapeur seront les mêmes et les volumes des index ne varieront pas. Mais si, par exemple, le liquide x dont on cherche le pouvoir osmotique a une tension de vapeur supérieure à celle du liquide connu a, dans chaque espace il y aura bientôt une plus grande quantité de vapeurs de x que de vapeurs de a et les volumes des espaces x diminueront davantage, les pertes dues à l'évaporation n'étant pas compensées par l'apport de vapeurs de a. Le phénomène s'arrêtera quand la concentration moléculaire des deux liquides sera la même. On prépare donc une série de solutions à pouvoir osmotique connu et l'on fait l'essai avec chacune d'elles jusqu'à ce que l'on trouve la solution isotonique à celle que l'on étudie (le volume des index ne varie plus dans ce cas, avons-nous dit). Suivant que ce sont les index a ou les index x qui diminuent de volume lorsque les solutions sont anisotoniques, on sait laquelle des deux est la plus concentrée et l'on sait aussi dans quel sens doivent se faire les essais subséquents.

2° Une autre méthode est basée sur l'*abaissement du point de congélation* (Raoult). Dans la congélation, il y a séparation de l'eau pure d'avec le corps dissous, et c'est cette eau qui se congèle. Le corps dissous est donc refoulé dans un espace séparé d'avec l'eau : celle-ci se congèlera quand le travail moléculaire de congélation fera équilibre à la pression osmotique du corps dissous. L'abaissement du point de congélation sera proportionnel à la quantité de celui-ci, et la tendance d'une solution à se congeler sera donc d'autant moindre que le nombre de molécules de ce corps sera plus grand dans le liquide. On constate que des solutions isotoniques amènent le même abaissement du point de congélation du dissolvant. Et, pour de petits abaissements (jusque 10° [Nernst, p. 189]), la pression osmotique est proportionnelle à l'abaissement du point de congélation. Cette méthode, dite *méthode cryoscopique*, est due au physicien Raoult.

3° On peut aussi se baser sur l'*abaissement de solubilité*. Soit un liquide A partiellement soluble dans un liquide B. La « tension de dissolution » du liquide A dans le liquide B, est l'analogue de la tension d'évaporation. Elle sera abaissée par la dissolution dans A d'une substance C qui ne serait pas soluble dans B. Cette diminution de la tension de dissolution ou du coefficient de solubilité est proportionnelle à la concentration en moles du corps dissous dans le dissolvant. De l'éther tenant en dissolution une autre substance dissout moins d'eau que de l'éther pur.

4° Un autre procédé de détermination des pressions osmotiques repose sur la *plasmolyse des cellules végétales.*

On sait que le protoplasme vivant est semi-perméable, et qu'il emprisonne des vacuoles liquides. On ne peut enlever à la cellule vivante les substances en dissolution dans le suc cellulaire, mais l'eau dans laquelle elles sont dissoutes peut traverser le protoplasme et passer au dehors. Plaçons donc la cellule dans une solution aqueuse saline quelconque : si le pouvoir osmotique de cette solution est moindre que celui du suc cellulaire (ou si la cellule est placée dans l'eau pure), de l'eau passera vers l'intérieur et viendra augmenter la pression exercée par les vacuoles. Si, au contraire, la solution externe est plus concentrée que le suc cellulaire, celui-ci abandonnera de l'eau qui passera vers l'extérieur, et le volume de la cellule diminuera. Mais si les concentrations interne et externe sont identiques, la cellule reste indifférente. Par tâtonnements et essais successifs, on arrive à déterminer des solutions extérieures ayant toutes le même effet sur la cellule ; ces solutions sont *osmotiquement égales :* on les appelle *solutions isosmotiques* ou *isotoniques.* Lorsqu'il s'agit de cellules végétales, l'action des diverses solutions s'évalue aisément par la plasmolyse plus ou moins grande que celles-ci provoquent : une solution isotonique avec le suc cellulaire laissera la cellule intacte. En employant des cellules à suc coloré (cellules rouges de *Tradescantia*, par exemple), on arrive facilement — en les plaçant dans des milieux de concentration décroissante — à trouver la solution qui n'amène plus la plasmolyse, et qui est donc isotonique au suc cellulaire.

Dans ces expériences, il importe que le corps soluble extérieur soit réellement imperméant et n'ait pas d'action nuisible sur le protoplasme.

Ces divers procédés nous permettant de mesurer les pressions osmotiques, nous pouvons découvrir les lois qui régissent celles-ci. Nous pouvons formuler comme suit les *lois de l'osmose :*

1° *La pression osmotique dépend seulement du corps imperméant et non du dissolvant ni de la nature de la paroi semi-perméable* (van 't Hoff).

2° *A température constante, la pression osmotique est proportionnelle à la concentration de la solution.* On a

$$P = c \times \text{const.},$$

où c est la concentration, c'est-à-dire le nombre de moles contenues dans l'unité de volume.

Si l'on appelle V le volume occupé dans la solution par chaque mole du corps dissous, il est clair que ce volume V est inversement proportionnel au nombre des moles contenues dans l'unité de volume, c'est-à-dire à la concentration moléculaire.

On a donc $V = \frac{1}{c}$, d'où l'on tire $c = \frac{1}{V}$.

Introduisant cette valeur dans $P = c \times \text{const.}$, on obtient

$$P = \frac{1}{V} \times \text{const.}$$

et de là,

$$PV = \text{const.},$$

c'est-à-dire que — tout comme pour les gaz — le produit de la pression par le volume est une quantité constante.

3° *S'il y a dans la solution plusieurs corps dissous imperméants, la pression osmotique est égale à la somme des pressions osmotiques de chacun d'eux.*

4° Il faut tenir compte de la *dissociation : tout dédoublement de la molécule imperméante en deux molécules également imperméantes amène un doublement de sa pression osmotique.*

5° *La pression osmotique augmente, par degré de température centigrade, de* $\frac{1}{273}$ *de la pression à 0°.*

On a

$$P = p_0\left(1 + \frac{t}{273}\right) = p_0\left(1 + \frac{T - 273}{273}\right) = \frac{p_0 T}{273},$$

comme nous l'avons vu pour les gaz.

De même que les propriétés des gaz se ramènent à l'hypothèse d'Avogadro, toutes les propriétés des solutions osmotiques se ramènent à une hypothèse unique que l'on doit à van 't Hoff et que voici :

Des solutions isotoniques contiennent à même température, dans un même volume, le même nombre de molécules de corps dissous, et ce nombre est égal à celui d'un gaz idéal de même température et de même pression.

C'est là une hypothèse, puisque la notion des molécules y intervient. Mais l'égalité entre la pression osmotique et la pression gazeuse de la même quantité du même corps gazéifiée dans le même volume est un fait d'observation et se démontre aisément. Pfeffer a trouvé, par exemple, par l'expérience que la pression osmotique d'une solution de sucre de canne $C_{12}H_{22}O_{11}$ (1 mole = 342) à 1 °/₀ à 0° est égale à 0.649 atmosphères. Dans l'hypothèse de van 't Hoff, quel chiffre devions-nous trouver? En d'autres termes, quelle est la pression qu'exercerait à l'état gazeux la même quantité de sucre vaporisée dans le même espace?

Rappelons-nous la formule des gaz

$$p_{\text{atm.}} v_{\text{litres}} = RT = 0.0821\ T.$$

100 grammes de la solution sucrée à 1 °/₀ occupent à 0° : $99^{cc}7$; il s'y trouve 1 gramme de sucre, occupant donc $99^{cc}7$. Par conséquent, 1 mole de sucre, soit 342 grammes, occuperait $99^{cc}7 \times 342$ ou 34.1 litres. Introduisons ce chiffre dans la formule et remplaçons T par sa valeur à 0° :

$$p_{\text{atm.}} \times 34.1 = 0.0821 \times 273.$$

D'où l'on tire

$$p_{\text{atm.}} = \frac{0.0821 \times 273}{34.1} = 0.657 \text{ atm.}$$

Par la théorie, nous trouvons donc pour la pression osmotique de la solution de sucre à 1 % une valeur, 0.657 atmosphère, fort proche de celle qu'avait trouvée expérimentalement Pfeffer : 0.649 atmosphère.

Donc la pression osmotique exercée par le sucre dans la solution est égale à la pression qu'exercerait la même quantité de sucre transformée en gaz dans l'espace occupé par la solution et à la même température. La formule trouvée pour les gaz s'applique donc aussi aux solutions :

$$p_{\text{atm.}} v_{\text{litres}} = 0.0821 \text{ T},$$

ou, dans le système C. G. S., en myriotonies :

$$p_{\frac{\tau}{M}} v_{\text{cm}^3} = 8318.5 \text{ T},$$

ou bien :

$$p_{\frac{\tau}{M}} v_{\text{litres}} = 8.3185 \text{ T} (= 8.32 \text{ T}),$$

suivant que le volume est exprimé en centimètres cubes ou en litres.

Par l'hypothèse de van 't Hoff, nous arrivons donc à une conclusion pareille, pour la pression osmotique, à celle que l'hypothèse d'Avogadro nous fournissait pour les gaz :

Une mole de tout corps dissous imperméant (en tenant compte de la dissociation) *exerce dans l'unité de volume, à une température donnée, une même pression osmotique*, et cette pression est égale à celle du même corps transformé en gaz dans les mêmes conditions de volume et de température.

Mais il est bien entendu que nous désignons par *mole* un poids, en grammes, égal au poids moléculaire de chaque sorte de molécules, *telles qu'elles se trouvent dans la solution :* si les molécules se combinent ou se dissocient dans la solution, c'est le poids moléculaire de ces nouveaux agrégats ou de ces nouveaux fragments qu'il faut considérer. On pourra aussi — ce qui revient au même — conserver le poids moléculaire usuel, mais tenir compte alors, par une correction appropriée, de la dissociation ou de l'association molèculaires.

La question de la *dissociation des corps dissous* réclame quelques éclaircissements.

On trouve, en effet, pour beaucoup de corps (bases, acides, sels) *en solution aqueuse*, des pressions osmotiques plus fortes que celles qui semblent répondre à la valeur gazeuse (molécules non dissociées) ou à la valeur osmotique des mêmes corps dissous dans d'autres véhicules; l'abaissement du point de congélation et l'élévation du point d'ébullition présentent des anomalies parallèles. Or, tous ces corps ont également, en solution aqueuse, la même propriété de conduire le courant électrique, c'est-à-dire que ce sont des électrolytes (Faraday), tandis que les autres corps ne sont pas conducteurs du courant électrique. On attribue cette conductibilité à ce que dans une telle solution l'électrolyte est partiellement dissocié en ses *ions* (Faraday); le nombre des ions positifs et négatifs étant le même, il ne se produit pas de manifestation électrique, et lorsque le courant passe à travers la solution il y a transport matériel d'un des constituants vers l'électrode positive et de l'autre vers l'électrode négative; plus la proportion de molécules dissociées est grande, plus la conductibilité électrique sera forte. Telle est la notion du courant électrolytique de Faraday.

Pour prendre un exemple, citons le cas du chlorure de sodium NaCl qui est un électrolyte : les ions constituants sont $\overset{+}{\text{Na}}$ et $\overset{-}{\text{Cl}}$, Na est l'ion positif ou cathion, Cl est l'ion négatif ou anion. Lorsqu'un courant électrique traverse une solution de ce sel, il y a donc transport de $\overset{+}{\text{Na}}$ vers la cathode et de $\overset{-}{\text{Cl}}$ vers l'anode : c'est la présence d'ions libres dans la solution qui permet la conduction du courant.

Il y a donc un rapport entre les corps dont on trouve la pression trop grande en solution aqueuse, et les corps présentant la dissociation électrolytique (c'est-à-dire dont les molécules sont dissociées en proportion plus ou moins grande en ions). Arrhénius (*) a fait remarquer cette concordance entre les deux propriétés chez les mêmes corps : une solution dans laquelle il y a eu dissociation en ions, ou ionisation, exercera une pression plus forte que si les molécules n'étaient pas dissociées. Beaucoup de phénomènes s'expliquent par cette hypothèse de la *dissociation électrolytique.* Cependant, dans ces dernières années, on a élevé contre la théorie d'Arrhénius des objections qui n'ont pas encore été écartées (**).

S'il y a un certain nombre de molécules qui se sont dissociées, la formule $pv = \mathrm{RT}$ devient $pv = i\,\mathrm{RT}$, c'est-à-dire qu'on multiplie RT par le facteur i, coefficient de dissociation électrolytique. Celui-ci est le nombre par lequel il convient de multiplier RT dans la formule de van 't Hoff ($pv = \mathrm{RT}$) pour que celle-ci puisse aussi s'appliquer aux solutions des électrolytes.

Pour connaître la valeur de i, il suffit de déterminer le degré de dissociation α dans la solution, c'est-à-dire le rapport entre le nombre de molécules dissociées et le nombre total initial de molécules : cette détermination se fait par la mesure de la conductibilité électrique (méthode de Kohlrausch). On introduit alors le chiffre trouvé dans la formule

$$i = 1 + (n - 1)\alpha,$$

dans laquelle i est le coefficient de dissociation, α le degré de dissociation, n le nombre d'ions en lequel chaque molécule se décompose.

Si l'on représente par 1 la concentration moléculaire d'une solution (1 mole, par exemple) et si la $\alpha^{\text{ième}}$ partie du nombre des

---

(*) ARRHÉNIUS, *Ueber die Dissociation der in Wasser gelösten Stoffe.* (ZEITSCHR. F. PHYSIK. CHEM., I, p. 631, 1887.)

(**) J. TRAUBE, dans son *Jahresbericht über die Fortschritte der physikalischen Chemie und Physik im Jahre 1901* (CHEMIKER ZEITUNG, 13 Aug. 1902, S. 747-752), dit (p. 749) : « Es scheint dem Berichterstatter dass sich die Stimmen derer mehren, welche diese Theorie für unzulänglich halten.. . » — Suivant Arrhénius lui-même, la distinction des électrolytes et des anélectrolytes n'est pas absolue.

molécules s'est dissociée, chaque molécule fournissant n ions, la concentration des molécules intactes restantes sera représentée par $1 - \alpha$, celle des ions formés par $n\alpha$, et la concentration totale des molécules et ions sera

$$1 - \alpha + n\alpha = 1 + (n - 1)\alpha.$$

Si, par exemple, un tiers des molécules se sont dissociées en deux chacune, α égale $\frac{1}{3}$ et l'on a

$$i = 1 + (2 - 1)\frac{1}{3} = 1\frac{1}{3} = 1.33.$$

Les premières déterminations — approximatives — de la valeur de la dissociation sont dues à un botaniste, Hugo de Vries. Elles sont antérieures à l'établissement des formules que nous venons de développer. Cet auteur s'est servi de la méthode plasmolytique et de la méthode de la tension des tissus. Comparant les solutions produisant le même effet sur la cellule vivante (c'est-à-dire isotoniques), il a recherché la valeur à donner à chaque molécule des substances dissoutes, et il a déterminé ainsi des *coefficients isotoniques*, nombres par lesquels il faut multiplier la concentration d'une solution pour connaître son pouvoir osmotique. Les sels chimiquement analogues exercent une même pression osmotique par molécule dissoute, c'est-à-dire qu'ils ont le même pouvoir osmotique moléculaire. C'est ce pouvoir osmotique, par mole dans un litre, qui est le *coefficient isotonique* de de Vries, que nous indiquerons par K. Comme unité, de Vries a choisi arbitrairement la pression exercée par 1 mole de NO_3K qu'il a posée égale à 3.

Alors, toute matière organique non électrolyte (qui ne se dissocie pas) a pour coefficient 2, de même que les acides libres; tout atome de métal alcalin a pour valeur 1, et tout atome de métal alcalino-terreux est égal à 0 (c'est-à-dire n'augmente pas le coefficient).

De Vries a indiqué aussi que le coefficient d'un corps composé dissociable est égal à la somme des coefficients isotoniques des corps constituants. D'après cela, calculons la valeur de K pour quelques composés :

$NO_3K = 3$, car on a $NO_3H = 2$, $K = 1$.
KCl ou $NaCl = 3$, car $HCl = 2$, K ou $Na = 1$.
$SO_4K_2 = 4$, car $SO_4H_2 = 2$, $K_2 = 2$.
$CaCl_2 = 4$, car $2HCl = 4$, $Ca = 0$.
$SO_4Mg = 2$, car $SO_4H_2 = 2$, $Mg = 0$.
$C_6O_7H_5K_3$ (citrate de K) $= 5$, car $C_6O_7H_8 = 2$, $K_3 = 3$.
Sucre $= 2$ (substance organique).

Cela veut dire que 1 mole ou 101 grammes de NO_3K et 1 mole ou 58^{gr}5 de NaCl exercent la même pression osmotique.

Les déterminations de pression osmotique conduisent à des résultats concordant avec ceux que l'on calcule ainsi.

Cependant les déterminations de de Vries ne sont qu'approximatives. En effet, le botaniste hollandais considérait que pour chaque substance le coefficient isotonique est un nombre entier, ce qui — de Vries lui-même l'avait reconnu dans certains cas — est souvent inexact. Et de plus la pression osmotique n'est pas rigoureusement proportionnelle à la concentration, comme il l'avait admis : en réalité, le coefficient isotonique varie, augmentant à mesure que la concentration de la solution diminue. Dans les calculs de de Vries il y a donc des inexactitudes.

Pour interpréter les nombreuses données expérimentales de de Vries à la lumière des théories physico-chimiques, van't Hoff a proposé d'abandonner l'étalon de pression $KNO_3 = 3$ et de choisir comme substance étalon, une substance non électrolyte, le sucre, par exemple, qui, lui, obéit à la loi $PV = RT$. Pour le sucre, le facteur $i = 1$.

Une solution renfermant 0,29 mole de sucre par litre, et une solution renfermant 0,18 mole de KNO_3 provoquent toutes deux le même commencement de plasmolyse dans la cellule-réactif. Cela signifie que 1 mole de KNO_3 exerce dans un litre de solution la même pression osmotique que $\frac{0,29}{0,18} = 1,6$ mole de sucre. Et 1,6 représente la valeur $i = 1 + (n - 1)\alpha$ que prend la pression de la mole de KNO_3 sous l'influence de la dissociation électrolytique.

On obtient des chiffres plus exacts en déterminant au moyen de la cryoscopie, de l'ébullioscopie ou de la conductibilité électrique la valeur de la dissociation de l'électrolyte dissous, qu'en recourant aux procédés limités de la plasmolyse. Pour les molécules ne se dissociant pas, le coefficient — que nous désignerons par la lettre i — est égal à 1, tandis que de Vries posait pour ces molécules $K = 2$: par conséquent, nous avons $i = \frac{K}{2}$. Pour ces coefficients i, l'unité est donc 1, coefficient des matières organiques non dissociables, et non plus 3, coefficient de NO_3K.

Les déterminations les plus précises et les plus récentes sont celles de Kohlrausch et Holborn (*). Voici quelques chiffres comparatifs des valeurs $\frac{K}{2}$ et i déterminées par divers procédés, pour des solutions à la concentration de 0.1 mole environ.

	Coefficient de de Vries $\frac{K}{2}$ déterminé par		Cryoscopie.	Dissociation électrolytique.
	théorie.	plasmolyse.		
Saccharose. . . .	1	1	1.08	1
Ac. acétique . . .	1	—	1.04	1.01
KCl.	1.5	1.81	1.93	1.86
Li Cl	1.5	1.93	1.94	1.84
SO_4Mg.	1	1.25	1.20	1.35
$(NO_3)_2Cu$	2	2.48	2.47	2.46
Cl_2Sr.	2	2.69	2.52	2.51
$F_2Cy_6K_4$	3	3.09	—	3.07

(*N. B.* Les écarts entre les deux premières colonnes proviennent de ce que de Vries a trouvé pour la saccharose 1.88 et non pas 2 ;

(*) Kohlrausch und Holborn, *Leitvermogen der Elektrolyte*, 1898.

de sorte qu'en prenant pour valeur 2 (ou 1), tous les autres nombres deviennent plus grands.)

L'unité choisie par de Vries pour ses coefficients isotoniques est purement empirique : c'est, nous l'avons vu, le tiers de la pression osmotique d'une molécule de nitrate de potassium. L'unité rationnelle doit être la même que pour les gaz, c'est-à-dire l'*atmosphère* ou mieux la *myriotonie :* celle-ci, on s'en souvient, est grossièrement équivalente à $\frac{1}{100}$ d'atmosphère, donc d'un ordre de grandeur très convenable pour les mesures osmotiques.

L'équation $pv = i\,\mathrm{RT}$ devient alors

$$p_{\overset{\tau}{\mathrm{M}}} v_{\text{litres}} = 8.32\, i\mathrm{T},$$

où p est la pression osmotique en myriotonies de la solution, v le volume en litres occupé par une mole du corps dissous, i le coefficient de dissociation électrolytique de ce corps dans les conditions considérées, et T la température comptée à partir de — 273° C.

Faisons quelques applications de cette formule à la résolution des problèmes osmotiques les plus habituels :

1) *Quelle est la concentration à donner à une solution de* $\mathrm{NO_3K}$ *pur à 18° pour avoir une pression de 1 myriotonie?*

Dans la formule $p\,\overset{\tau}{\mathrm{M}}\,v_{\text{litres}} = 8{,}32\, i\,\mathrm{T}$, nous pouvons donc poser $p = 1$ et $\mathrm{T} = 273 + 18 = 291$.

Une mole de $\mathrm{NO_3K} = 101$ grammes et v est donc le volume dans lequel il faut dissoudre ces 101 grammes pour avoir une pression de 1 myriotonie.

Enfin, d'après les données de Kohlrausch et Holborn, i est ici égal à 1,98.

D'où l'on a :

$$v_{\text{litres}} = 8.32 \times 291 \times 1.98 = 4{,}810 \text{ litres},$$

c'est-à-dire qu'une mole (101 gr.) de $\mathrm{NO_3K}$ doit être dissoute dans 4,810 litres d'eau pour exercer, à 18°, la pression osmotique de 1 myriotonie.

Si c est la concentration moléculaire (nombre de moles par litre), on a $c = \frac{1}{v}$ et la solution considérée a une concentration

$$c = \frac{1}{4810} = 0.0002079,$$

c'est-à-dire à peine plus de $^2/_{10000}$ de mole par litre.

Voici, à titre de renseignement, quelques valeurs pour les calculs relatifs à KCl (1 mole $= 74^{gr}5$; c = nombre de moles par litre; v (litres) = nombre de litres pour une mole) :

c	v (litres)	$i = 1 + \alpha$
—	—	—
1	1	1.75
0.5	2	1.78
0.1	10	1.86
0.03	33.3	1.90
0.01	100	1.94
0.006	166.7	1.95
0.001	1000	1.98
0.0006	1666.7	1.98
0.0001	10000	1.99
$\frac{1}{\infty}$	∞	2

2 *Connaissant la composition et la concentration en moles d'une solution à une température donnée, en indiquer la pression osmotique en myriotonies.*

De

$$pv = i\text{RT} \quad \text{et} \quad v = \frac{1}{c},$$

on tire

$$\frac{p}{c} = i\text{RT},$$

d'où

$$p = i\text{RT}c. \quad \text{ou} \quad p_{\bar{\text{M}}} = 8.32 \text{ T}ic.$$

Exemple: Quelle est la pression exercée, à 18°, par une solution de 0,1 mole NO_3K, soit 10,119 grammes par litre?

On a :

$$p_{\frac{\cdot}{\mathrm{M}}} = 8.32 \times 291 \times 1.86 \times 0.1 = 450_{\frac{\cdot}{\mathrm{M}}}25$$

ou environ 4.5 atmosphères.

3) Réciproquement, *calculer la concentration qu'il faut donner à la solution aqueuse d'une substance donnée à température donnée, pour qu'elle exerce telle pression osmotique.*

De

$$pv = 8.32\ \mathrm{T}i \quad \text{on tire} \quad v = \frac{8.32\ \mathrm{T}i}{p}.$$

d'où, puisque on a $c = \frac{1}{v}$.

$$c = \frac{p}{8.32\ \mathrm{T}i}.$$

La concentration c et le coefficient i correspondant sont inconnus. On trouve la valeur de i, soit par tâtonnements successifs, soit par interpolation, dans les tableaux tels que celui donné plus haut, soit en ayant recours au coefficient de de Vries $\frac{\mathrm{K}}{2}$. Dans ce cas, on a

$$c = \frac{p}{\frac{\mathrm{K}}{2}\mathrm{RT}} = \frac{2p}{\mathrm{KRT}}.$$

On peut aussi prendre pour inconnue le produit ic,

$$ic = \frac{i}{v} = \frac{p}{8.32\ \mathrm{T}}$$

et recourir alors à un tableau donnant parallèlement les valeurs de ic et de i. En introduisant la valeur de i, on obtient par une simple division celle de c :

$$c = \frac{ic}{i}.$$

Exemple : Quelle est la solution de KCl qui exerce, à 18°, la pression de 100 myriotonies?

On a

$$ic = \frac{p}{8.32\ \mathrm{T}} = \frac{100}{8.32 \times 291} = \frac{100}{2421.12} = 0.0413.$$

Dans les tableaux, on trouve que cette valeur est comprise entre 0,019 et 0,057, ce qui répond pour *i* à

$$i = 1.92.$$

D'où

$$c = \frac{ic}{i} = \frac{0.0413}{1.92} = 0.02151 \text{ mole.}$$

4) *Une solution étant donnée, déterminer la concentration d'une solution d'un corps qui soit isotonique avec la première, à même température.*

En employant — comme nous l'avons fait ci-dessus — le coefficient de de Vries, on a pour les deux solutions respectivement

$$c_1 = \frac{2p}{\mathrm{K_1 R.T}} \quad \text{et} \quad c_2 = \frac{2p}{\mathrm{K_2 R.T}}.$$

Puisque *p*, R, T sont égaux, il faut, si les deux solutions sont isotoniques, qu'on ait

$$c_1\mathrm{K}_1 = c_2\mathrm{K}_2,$$

d'où

$$c_2 = \frac{c_1\mathrm{K}_1}{\mathrm{K}_2}.$$

Si l'on emploie *i*, on doit avoir de même $ic = i'c'$, et l'on résout le problème soit à l'aide d'un tableau donnant la valeur de *ic*, soit en procédant par approximations.

Au lieu d'indiquer les concentrations en moles par litre, on peut les indiquer en grammes °/₀. Soient deux solutions titrant respectivement a_1 et a_2 grammes °/₀ — c'est-à-dire $10a_1$ et $10a_2$ grammes par litre — la première renfermant un corps dont le poids moléculaire est M_1 et le coefficient de de Vries K_1, les quantités correspondantes étant M_2 et K_2 pour le deuxième corps. Les concentrations en moles par litre sont alors :

$$c_1 = \frac{10\,a_1}{M_1} \quad \text{et} \quad c_2 = \frac{10\,a_2}{M_2},$$

valeurs que nous introduisons dans la formule indiquée plus haut : $C_1 K_1 = C_2 K_2$

$$\frac{10\,a_1}{M_1} K_1 = \frac{10\,a_2}{M_2} K_2,$$

d'où

$$a_1 K_1 M_2 = a_2 K_2 M_1.$$

Exemple : Quelle est la solution de $SO_4 K_2$ isotonique avec une solution de $NO_3 K$ à 1.01 %?

On a

$a_1 = 1.01.$
$K_1 = 3$ (coefficient de de Vries pour NO_3K).
$M_2 = 174$ (poids moléculaire de SO_4K_2).
$K_2 = 4$ (coefficient de SO_4K_2).
$M_1 = 101$ (poids moléculaire de NO_3K).
$a_2 =$ inconnue.

La formule $a_1K_1M_2 = a_2K_2M_1$ devient donc

$$1.01 \times 3 \times 174 = a_2 \times 4 \times 101,$$

d'où l'on tire

$$a_2 = \frac{1.01 \times 3 \times 174}{101 \times 4} = 1.305$$

c'est-à-dire qu'une solution de SO_4K_2 à 1.305 % sera isotonique à une solution de NO_3K à 1 %.

APPLICATION DES THÉORIES OSMOTIQUES AU PROTOPLASME VIVANT.

Nous voici en état de comprendre le système osmotique de la cellule. Appliquons donc les notions que nous venons d'acquérir à ce problème physiologique fondamental.

Le protoplasme vivant est à peu près parfaitement semi-perméable, c'est-à-dire qu'il ne se laisse pas (ou guère) pénétrer par les substances dissoutes dans le milieu ambiant, pas plus que celles renfermées dans le suc cellulaire ne peuvent passer au dehors. Mettons une cellule dans une solution dont la concentration est plus forte que celle du suc cellulaire, et nous constatons qu'il y a plasmolyse : la masse cytoplasmique se contracte par perte d'eau. Cette plasmolyse provoquée par une solution neutre et inoffensive pour la cellule persiste cependant indéfiniment, ce qui indique que la substance dissoute dans le liquide ambiant ne pénètre pas dans le protoplasme ; sinon l'équilibre s'établirait graduellement entre le suc cellulaire et ce milieu, et le protoplasme gonflerait et reprendrait son volume.

Cette semi-perméabilité, remarquons-le dès maintenant, n'est pas absolue : certaines substances dissoutes dans le milieu externe peuvent pénétrer dans la cellule, c'est-à-dire qu'il y a *intraméabilité* pour ces substances ; par contre, il est extrêmement rare qu'il y ait *extraméabilité*, que des corps dissous puissent passer au dehors ; de sorte que le suc cellulaire reste emprisonné. Nous reviendrons plus loin sur ce point.

Dans le système osmotique de la cellule interviennent différents facteurs que nous allons envisager successivement.

Pour mieux nous représenter les forces exerçant une pression dans la cellule vivante, prenons le schéma reproduit ci-contre de la cellule normale et turgescente (fig. 20). C'est une masse de protoplasme (2) qui renferme une vacuole (1) contenant le suc cellulaire, et qui est entourée par la membrane (3) ; le noyau est inactif dans le phénomène qui nous occupe. Quelles sont les pressions s'exerçant dans cette cellule et dans quel sens agissent-elles ? C'est ce que nous allons indiquer.

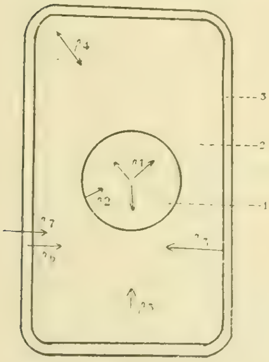


Fig. 20.

a) Le *suc cellulaire* exerce une pression osmotique dirigée de dedans en dehors : nous la représentons par p_1. La pression du suc cellulaire est égale à la somme des pressions exercées par les substances qui y sont dissoutes; elle varie de $\frac{1}{273}$ par degré centigrade. Cette pression varie suivant toutes les modifications chimiques, combinaisons ou dédoublements, s'accomplissant dans le suc cellulaire, et elle est proportionnelle au nombre de molécules ou d'ions qu'il contient.

b) Le *protoplasme* qui entoure la vacuole est, admet-on, en trois couches : une couche interne ou endoplasme ou tonoplasme (de Vries), une couche moyenne granuleuse ou mésoplasme ou polioplasme, et enfin une couche externe ou ectoplasme, ou *Hautschicht*. Les couches limitantes interne et externe exercent chacune une pression dirigée vers l'intérieur p_2 p_3. De plus, le protoplasme est légèrement élastique (AF KLERCKER) et tend à revenir sur lui-même (distendu par le suc cellulaire), ce qui donne une pression p_5 vers l'intérieur. Par suite de sa nature semi-liquide, il est le siège de phénomènes d'imbibition et, en outre, renferme une certaine quantité de substances dissoutes exerçant leur pouvoir osmotique : cela produit une pression p_4 agissant en tous sens, vers l'extérieur comme vers l'intérieur.

c) La *membrane* externe est élastique et tend à revenir sur elle-même, d'où la pression p_6 dirigée vers l'intérieur.

Enfin, il faut tenir compte de la pression p_7 exercée de dehors en dedans par le liquide ambiant. La pression atmosphérique ne doit probablement pas être comptée.

Nous pouvons donc poser une égalité dans laquelle nous opposerons les pressions s'exerçant de dedans en dehors à celles dirigées de dehors en dedans,

$$p_1 + p_4 = p_2 + p_3 + p_4 + p_5 + p_6 + p_7,$$

c'est-à-dire

$$p_1 = p_2 + p_3 + p_5 + p_6 + p_7.$$

Il y a donc une relation entre la pression du suc cellulaire p_1 et les autres pressions s'exerçant vers l'intérieur. De celles-ci, p_7 et p_5

sont souvent trop petites, de même p_2 et p_5 ; de sorte que dans une cellule plongée dans un milieu dont la tension n'est pas trop forte, c'est p_6 qui agit *à peu près* uniquement pour contre-balancer p_1. L'élasticité de la membrane fait donc équilibre à la turgescence : de là la tension qui règne dans la cellule vivante.

De là aussi l'explication de la *plasmolyse*. Si le milieu extérieur a une tension forte, la valeur de p_7 devient considérable et la pression vers l'intérieur est accrue d'autant. L'eau que renferme la cellule pouvant traverser la membrane, celle-ci revient sur elle-même en vertu de son élasticité. Quand la membrane a repris son état primitif, p_6 devient nul et l'on a

$$p_1 - p_2 + p_3 + p_5 + p_7.$$

Si la pression externe est encore supérieure à la pression interne, de l'eau continue à s'échapper de la cellule : le protoplasme commence alors à se plasmolyser et la plasmolyse ne s'arrêtera que lorsque p_1 fera équilibre à p_7 (p_2, p_3 et p_5 pouvant — avons-nous vu être négligés). C'est là-dessus qu'est basé l'emploi des cellules végétales pour la mesure de la pression osmotique des solutions, où l'on ne tient pas compte de p_2, p_3 et p_5.

D'après les données précédentes, on peut, connaissant la composition centésimale d'un suc cellulaire et la pression qu'il exerce, calculer la part qui revient à chacun de ses constituants dans la turgescence. C'est ce que de Vries a appelé l'*analyse de la turgescence;* mais il serait également exact de dire : l'*analyse de la pression osmotique intracellulaire.* On trouve ainsi que la plus grande action osmotique revient — dans les cellules végétales — aux *acides organiques* et aux *sels;* plus rarement le rôle principal appartient aux *hydrates de carbone solubles.*

La pression osmotique de beaucoup de cellules adultes d'Algues ou de plantes supérieures peut atteindre 600 à 700 myriotonies ou 6 à 7 atmosphères environ; la même valeur se retrouve, par exemple, pour les globules rouges des animaux. Dans les tissus en voie d'allongement, la pression s'élève à 3 à 12 atmosphères; dans le cambium elle atteint 13 à 21 atmosphères. Chez les Bactéries, il existe probablement de fortes pressions : 15 à 16 atmosphères. D'ailleurs, par la culture en certains milieux on peut accroître le pouvoir osmotique des organismes. Ainsi Laurent a pu cultiver des cellules de Levure dans une solution de glycose à 55 °/₀, et il a calculé que leur pression s'élevait à 60 atmosphères au moins. Un élève de Pfeffer, Eschenhagen (*), a même pu, en cultivant certaines cellules (*Aspergillus niger*, *Penicillium glaucum*) dans des solutions nutritives concentrées, atteindre des valeurs de près de 160 atmosphères!

Nous avons vu que la valeur de p_1 avant le plasmolyse et à son début n'est pas la même. Il est clair que lorsque la cellule subit une forte diminution de volume (sous l'influence d'un milieu plasmolysant) avant de commencer à se plasmolyser, la solution plasmolysante indiquera pour le suc cellulaire une concentration plus forte que ne l'est en réalité celle du suc dans la cellule normale et turgescente. Aussi est-ce avec raison que Gravis (**) distingue la *déturgescence*, c'est-à-dire le début de la diminution de volume de la cellule turgescente, et la *plasmolyse* proprement dite, débutant lorsque la membrane est complètement revenue sur elle-même. C'est la solution *déturgescente* et non la solution *plasmolysante* qui mesure la valeur de la pression osmotique du suc cellulaire. On ne peut déterminer directement la valeur de cette solution ; mais si l'on connaît la solution qui amène la plasmolyse et si l'on a mesuré la diminution de volume de la cellule avant la plasmolyse, il suffit de *diluer* par le calcul la valeur osmotique qu'on a trouvée (solution provoquant la plasmolyse) et ramener ainsi le suc cellulaire à ce qu'il était au début de la déturgescence.

Ainsi, chez *Spirogyra*, dont la membrane est peu extensible, on

---

(*) ESCHENHAGEN, in PFEFFER, 2ᵉ éd., I, p. 122.

(**) GRAVIS, *Recherches anatomiques et physiologiques sur le* Tradescantia virginica, p. 179. (MÉM. COUR. ET DES SAV. ÉTRANGERS ACAD. SC. BELG., t. LVII, 1898).

constate que la plasmolyse commence dans une solution de concentration de 0,19 NO_3K; mais en réalité le suc cellulaire ne vaut que 0,16 environ, si l'on tient compte de la déturgescence. Pour les cellules de *Tradescantia*, dont la membrane est très extensible, la correction à faire est encore plus notable.

Ces valeurs sont déduites notamment de la force osmotique du suc cellulaire. Mais on peut aussi déterminer directement la force nécessaire (*) pour rendre à un tissu végétal plasmolysé sa longueur, son volume primitif, — ou pour amener un commencement d'écrasement dans le tissu turgescent : ces forces mesureront sa turgescence. Les résultats ainsi obtenus concordent d'une manière satisfaisante avec les calculs basés sur le pouvoir osmotique du suc cellulaire. Et la conclusion générale, c'est que dans la plupart des cellules végétales adultes règne une pression de 4 à 6 atmosphères environ, qui peut s'élever, dans certains organes parenchymateux capables de croissance ou de mouvements, à 10 et à 12 atmosphères, et dans le cambium et ses produits immédiats jusqu'à 13 à 21 atmosphères.

Changements de volume par suite de la turgescence.

Par suite de la turgescence, le contenu cellulaire presse sur la membrane et cherche à occuper un plus grand espace, en absorbant de l'eau.

Le changement de volume d'un espace clos tel que la cellule peut se réaliser soit par un *changement de forme* de celle-ci, soit par une *distension passive* de la membrane. De tous les contours isopérimètres, on sait que le cercle a la surface maximum; et pour une surface donnée, la sphère a le volume maximum. Donc quand le contenu cellulaire tend à augmenter de volume, chaque section de la cellule tendra vers la forme sphérique. Cela est bien net dans le

---

(*) Zimmermann, *Pflanzenzelle*, p. 202.

cas des stomates, comme le fait voir un modèle que j'ai jadis fait construire (*.)

Une conséquence des changements de volume des cellules est le raccourcissement de certains organes. Dans les racines, le raccourcissement des parties adultes assure une meilleure fixation de la tige — et un enterrement protecteur du bourgeon aérien. Cette « contraction » des racines est fort répandue (mais non générale) : elle peut atteindre 70 °/₀ dans certaines zones de quelques racines, notamment d'Amaryllidées et d'*Arum* (**); elle ne s'observe pas chez les Cryptogames vasculaires et les plantes ligneuses. Pour les tiges, le phénomène existe chez des tiges rampantes d'Aracées (Van Tieghem), la base des tiges âgées de *Gentiana lutea*, et notamment l'*hypocotyle* d'un assez grand nombre de plantes.

Cette contraction s'explique par des changements de forme des cellules sous l'influence de la turgescence. Dans les racines, par exemple, les cellules sont assez allongées; si la pression interne augmente, le grand axe se raccourcit, le petit axe au contraire devient plus long, et la cellule devient donc plus large et plus courte. Si ce phénomène se produit chez de nombreuses cellules simultanément, il y a raccourcissement de l'organe lui-même; certaines zones peuvent être plus fortement raccourcies que d'autres, et c'est ce qui provoque notamment les rides que l'on observe à la surface des carottes. La partie active dans le phénomène est surtout le parenchyme cortical.

Indépendamment du changement de forme, il y a généralement aussi *distension* de la membrane, d'autant plus grande que celle-ci est plus extensible.

De là, les relations entre la turgescence et la croissance : Toutes choses égales, *la croissance d'une cellule sera d'autant plus grande que la turgescence y sera plus forte et l'extensibilité de la membrane*

(*) Errera, *Sur des appareils destinés à démontrer le mécanisme de la turgescence et le mouvement des stomates.* (Bull. Acad. sc. Belg., (3), XVI, p. 458, 1888.)

(**) Rimbach, *Die kontraktile Wurzeln und ihre Thätigkeit.* (Fünfstück's Beitr., II, 1, 1897.)

plus grande. Aussi constate-t-on que la région d'un organe en voie d'allongement qui se raccourcit le plus par plasmolyse est précisément sa région de croissance maximum (de Vries). Toutefois il faut bien noter que la croissance n'est pas un phénomène aussi simple que cela, et nous aurons encore à tenir compte d'autres facteurs.

Tension des tissus.

Un autre phénomène dans lequel intervient la turgescence est la *tension des tissus*, ou *turgescence au second degré.*

Les diverses cellules d'un tissu étant intimement unies et solidaires l'une de l'autre, aucune ne peut changer de volume sans que ce changement affecte aussi les autres. Mais la turgescence et l'extensibilité sont presque toujours inégales dans les différentes couches d'un tissu, et par conséquent celles qui sont plus susceptibles de s'allonger grâce à ces facteurs tendront à le faire, tandis que les autres couches tendront à les retenir. Il y aura donc une tension entre les différentes couches, et c'est cette tension qu'on peut appeler *turgescence au second degré.* Supposons par exemple — et c'est ce qui se réalise d'ordinaire — que les cellules de la moelle, à parois minces, tendent à s'allonger plus que celles de l'écorce et de l'épiderme, dont les parois sont épaissies : la moelle exerce alors une traction sur les tissus périphériques et sera contenue dans son allongement par l'élasticité de ceux-ci. Il en résulte donc une tension nouvelle qui s'ajoute à la turgescence individuelle et augmente encore considérablement la solidité des organes dont la rigidité est ainsi accrue. Cette tension nouvelle, très efficace, est due, comme la première, à une tendance du *contenu* à augmenter de volume plus que ne le permet le *contenant.* La tension des tissus représente donc une turgescence au *second degré :* l'organe entier peut être comparé à une vaste cellule. En séparant les couches de tissus l'une de l'autre, on rend l'organe flasque, comme on rend flasque chacune de ses cellules lorsqu'on en détruit la turgescence.

Nous pouvons aisément mettre le fait en évidence. Prenons un pétiole de feuille de Rhubarbe et séparons sur une certaine longueur (à partir d'une des extrémités) la moelle de l'écorce, puis plaçons le pétiole dans l'eau : en mesurant la longueur de la moelle et celle de l'écorce avant l'expérience et après quelque temps de séjour dans l'eau, on constate que l'écorce s'est bien moins allongée que la moelle, qui la dépasse nettement à présent. De même, si nous fendons une des extrémités de l'organe en quatre, par deux sections radiales perpendiculaires l'une à l'autre, et si nous le mettons également dans l'eau, nous voyons bientôt les quatre parties se courber en dehors : la moelle s'accroît plus rapidement que l'écorce à laquelle elle est unie.

Inversement, si nous plaçons le pétiole dans une solution hypertonique, c'est-à-dire dont le pouvoir osmotique est supérieur à celui du suc cellulaire, nous constatons qu'il n'y a plus allongement, et même que la moelle se raccourcit. Il en est de même si nous tuons le protoplasme.

Jusqu'ici, nous avons regardé le protoplasme comme semi-perméable. Il est cependant clair qu'il ne l'est pas idéalement : il se laisse traverser, plus ou moins difficilement, par des substances solubles, sans quoi toute nutrition et toute excrétion seraient impossibles.

On peut distinguer la faculté de se laisser traverser de dehors en dedans par ces substances ou *intraméabilité*, et celle de se laisser traverser de dedans en dehors ou *extraméabilité*.

a) L'*intraméabilité* a été mise en évidence, depuis longtemps, pour un assez grand nombre de corps, par divers auteurs : de Vries, Janse, Pfeffer, Van Rijsselberghe, etc. La principale étude en est due à un naturaliste allemand, Overton, qui a montré que la glycérine, l'urée, divers alcaloïdes et, à un moindre degré, divers sels : nitrates, etc., sans parler de l'oxygène, sont *intraméants* à l'égard de la plupart des protoplasmes vivants.

De façon générale, pour qu'une substance soit *perméante* à l'égard d'une autre, la première condition est qu'elle puisse s'y dissoudre. C'est ce que Spring (*) a montré aussi pour la pénétration mutuelle des corps sous l'influence de la pression : ils ne se pénètrent que s'ils sont réciproquement solubles. Les longues études d'Overton l'ont mené au même résultat (**) : la solubilité d'une substance dans la couche limitante du protoplasme vivant est ce qui décide de son entrée éventuelle dans celui-ci. Reprenant une idée de Quincke, Overton attribue la semi-perméabilité plus ou moins parfaite du protoplasme vivant à son imprégnation par des *corps gras*, et notamment par un *mélange de lécithine et de cholestérine :*

« Toutes les substances solubles dans ce mélange — et c'est le cas de la majorité des composés organiques — peuvent pénétrer dans la cellule vivante. La rapidité du passage de différents composés dans la cellule dépend de leur solubilité relative dans l'eau et dans un mélange de cholestérine et de lécithine. » L'accumulation d'une matière colorante dans le protoplasme n'est autre chose que « son partage entre un dissolvant liquide (la solution colorante) et un dissolvant solide (le protoplasme), lorsque la solubilité dans ce dernier est de beaucoup la plus forte ». C'est ainsi qu'on peut, par exemple, expliquer la coloration des cellules par les couleurs d'aniline, qui sont très solubles dans la lécithine.

b) Il est beaucoup plus difficile de mettre en évidence l'*extraméabilité* chez une cellule vivante et normale. Elle se manifeste toutefois par quelques faits. Citons la corrosion de plaques de marbre par les racines (qui n'est pas due uniquement à un dégagement de CO_2), la sécrétion de nectar, d'enzymes (par les Bactéries, les Levures), de sucs digestifs (par les plantes carnivores), ainsi que les expériences de Pfeffer, qui montrent que des grains de bleu de méthylène introduits dans la cellule peuvent en sortir.

(*) Spring, *Plasticité des corps solides.* (Bull. Ac. sc. Belg., 1899, nº 12, pp. 796, 804.)

(**) Overton, *Ueber die osmotische Eingenschaften der Zelle.* (Zeitschr. f. physik. Chem., XXII, p. 189, 1897). — *Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle.* (Jahrb. f. wissensch. Botan., XXXI, 1900, p. 669. — Brit. Assoc. Rep., 1900, pp. 940-941.)

Tout phénomène d'intraméabilité ou d'extraméabilité augmente ou diminue naturellement le pouvoir osmotique de la cellule. Grâce à eux, elle peut régler sa turgescence d'après le milieu ambiant : c'est là une *réaction osmotique* de sa part, que Van Rijsselberghe et d'autres ont étudiée. Placée dans un nouveau milieu dont la pression est supérieure à celle du milieu précédent, la cellule se trouve dans un état d'infériorité : pour élever la valeur de son pouvoir osmotique, elle peut laisser entrer une certaine quantité de la substance externe.

Mais très souvent aussi la réaction osmotique consiste en une modification active de la concentration moléculaire du suc cellulaire de la part de la cellule. Elle peut, par exemple, dédoubler par un enzyme l'amidon insoluble en glycose et dextrine solubles qui augmenteront donc son pouvoir osmotique, ou former de la dextrine et de l'acide oxalique : celui-ci agit aussi indirectement, en rendant le milieu acide et en provoquant ainsi la dissolution de l'oxalate de calcium, insoluble en milieu non acide. On appelle ce phénoméne *tonopoiëse.*

L'ensemble des phénomènes qui conduisent à une augmentation du pouvoir osmotique peut être désigné sous le nom d'*anatonose.* Nous appellerons, en revanche, *catatonose*, les phénomènes inverses amenant un affaiblissement de ce pouvoir. Celui-ci s'obtient par exemple par diminution de l'acidité cellulaire et précipitation corrélative d'oxalate de calcium.

Ce n'est pas seulement la composition du suc cellulaire (et par conséquent son pouvoir osmotique) qui peut varier, la perméabilité même du protoplasme vivant est soumise à des variations. Ainsi par une élévation de température la vitesse de l'osmose augmente très rapidement.

Dans certains cas, on constate une diminution brusque du pouvoir osmotique de la cellule qui laisse alors échapper une partie de l'eau de son suc cellulaire : c'est à cela qu'est dû, par exemple, le raccourcissement des étamines de *Centaurea*, les mouvements des feuilles de *Mimosa*, etc. La diminution de volume du suc cellulaire peut même aller trop loin et se traduire par la plasmolyse de la cellule. C'est ce que Schütt — qui a étudié le phénomène chez certains Péridiniens et Diatomées marins — a appelé « Reizplasmolyse ». S'agit-il d'un changement soudain dans la perméabilité du protoplasme, ou d'une modification du suc cellulaire, amenant une baisse brusque de son pouvoir osmotique? Il semble que cette deuxième hypothèse est plus vraisemblable et qu'il s'agit d'une brusque catatonose du suc cellulaire. Mais ce phénomène mériterait d'être étudié plus en détail, par la méthode microchimique.

On a aussi constaté (*) dans certains cas que les rayons X amènent une plasmolyse, due à une modification analogue probablement. On l'a observée dans les poils de *Tradescantia*, les bourrelets moteurs de *Mimosa*, etc.

En revanche, les rayons lumineux ordinaires amènent souvent une anatonose: c'est le cas, par exemple, dans les cellules stomatiques.

OSMOSE GAZEUSE.

Comme nous l'avons déjà indiqué, les membranes végétales ne se laissent point traverser par les gaz sous l'action d'une pression, c'est-à-dire qu'il n'y a pas filtration gazeuse. Le passage du gaz à travers la membrane ne se fait que lentement, par diffusion du gaz dans l'eau : sur la face avec laquelle il est en contact il se dissout dans l'eau que renferme la membrane, et sur l'autre face il se dégage. Il en résulte donc qu'une membrane végétale pourra maintenir très longtemps des différences notables de pression gazeuze sur ses deux faces (**). Supposons, par exemple, que d'un

---

(*) SECKT, *Ueber den Einfluss der X-Strahlen auf den pflanzliche Organismus.* (BER. DEUTSCH. BOT. GES., XX, 1902, p. 87.)

(**) WIESNER und MOLISCH, *Untersuchungen über die Gasbewegung in der Pflanze.* (S.-BER. AKAD. WIEN, p. 670, 1899.)

côté de la membrane il y ait de l'oxygène et de l'autre un gaz quelconque, mais ne renfermant pas d'oxygène; nous aurons beau exercer une pression sur l'oxygène, il ne traversera pas la membrane par filtration, et le passage ne s'effectuera que très lentement, par diffusion dans le liquide de la membrane.

Rappelons ici une expérience curieuse, connue depuis longtemps et très instructive. Dans une éprouvette à moitié remplie de CO_2, faisons tomber une bulle de savon, c'est-à-dire une lame liquide entourant de l'air : cette bulle s'arrête à la limite entre CO_2 et l'air, gonfle fortement et éclate. Cela tient à ce que CO_2 est très soluble dans l'eau, tandis que l'oxygène et l'azote le sont fort peu ; donc lorsque la bulle pleine d'air est plongée dans le CO_2, ce gaz pénètre dans la bulle — par dissolution dans la lame liquide et émission à l'intérieur de la sphère — beaucoup plus rapidement que ne peut en sortir l'air qu'elle renferme, et la bulle grossit jusqu'au moment où l'excès de pression la fait éclater. Réciproquement, une bulle gonflée avec CO_2 se dégonfle peu à peu dans l'air.

C'est précisément en expérimentant avec des lamelles d'eau de savon qu'on a fait la détermination de la vitesse de diffusion des différents gaz. F. Exner a trouvé ainsi que la vitesse de diffusion α d'un gaz à travers la lame liquide est proportionnelle au volume de gaz que l'unité de volume du liquide dissout, c'est-à-dire au coefficient d'absorption C de ce gaz, et en raison inverse de la racine carrée de sa densité; on tient aussi compte d'une constante K. De là la formule

$$\alpha = K \frac{C}{\sqrt{d}}$$

que nous avons déjà trouvée pour l'écoulement des gaz par de très petits orifices. On admet ici que l'absorption du gaz par la solution diluée de savon est sensiblement la même que pour l'eau.

L'expérience a confirmé cette règle théorique.

Voici un tableau extrait du mémoire de Exner et donnant quelques-uns des chiffres qu'il a trouvés :

Gaz.	Coefficient d'absorption C	Densité d.	$\frac{C}{\sqrt{d}}$.	α observé (pour air $= 1$).	α calculé par $\alpha = K\frac{C}{\sqrt{d}}$.
N	0.015	0.97	0.0153	0.86	0.85
Air	0.017	1.	0.017	—	1.
O	0.030	1.106	0.0285	1.95	1.60
H	0.019	0.070	0.072	3.77	3.89
CO_2	1.002	1.52	0.812	47.1	45.1
H_2S	3.165	1.17	2.94	165.	163.3
NH_3	700.	0 59	903.	46000.	54450.

Toutes ces déterminations ont été faites par rapport à l'air $\alpha = 1$. Par expérience, on sait que le coefficient d'absorption c de l'air est égal à 0.017 ; de plus, $d = 1$ et $a = 1$. La formule

$$\alpha = \frac{c}{\sqrt{d}} K \quad \text{devient donc} \quad 1 = 0.017\,K,$$

d'où l'on tire la valeur de K :

$$K = \frac{1}{0.017} = 58.82 \text{ environ.}$$

Les observations de Wiesner et Molisch et de Devaux sur le passage des gaz à travers les membranes végétales concordent très bien avec ces données obtenues à l'aide des lamelles d'eau de savon : le CO_2 passe beaucoup plus vite que les autres gaz, puis viennent, avec des vitesses décroissantes, H, O, N.

Les vitesses mesurées par Devaux chez des plantes aquatiques sont même identiques à celles qu'on aurait pour le passage à travers des lamelles d'eau.

On doit donc admettre comme établi que les gaz se dissolvent dans l'eau (ou la matière grasse) qui imbibe les membranes végétales et se dégagent du côté où leur tension est la moindre (ou nulle). Ce passage à travers la membrane se fait suivant la relation $\frac{C}{\sqrt{d}}$.

Tout ce qui augmentera la dissolution du gaz dans la lamelle accélérera donc son passage à travers la membrane. Les facteurs agissant dans ce sens sont par exemple l'augmentation de la proportion du gaz dans l'atmosphère (d'un des côtés), l'augmentation de pression de celle-ci, etc. Il en sera de même pour tout ce qui facilitera l'émission sur l'autre face, notamment l'enlèvement du gaz au fur et à mesure qu'il se dégage, le vide plus ou moins complet (Devaux).

Si le gaz est insoluble dans la membrane, elle sera absolument imperméable pour lui. Si on la met en présence d'un mélange de plusieurs gaz, elle ne se laisse traverser que par ceux qui sont solubles, c'est-à-dire qu'elle est semi-perméable vis-à-vis de ce mélange.

En fait, la membrane cuticularisée, quoique peu perméable à l'état vivant, laisse cependant passer, ordinairement, assez d'oxygène pour permettre la respiration, parce que la proportion de ce gaz dans l'air est forte; mais elle ne laisse pas passer suffisamment de CO_2 pour l'assimilation, à moins qu'on ne porte dans le milieu ambiant la teneur en CO_2 à 20-40 °/₀ : dans l'air, la proportion est trop faible pour que le passage soit de quelque importance.

Le passage du gaz se faisant par dissolution dans le liquide qui imbibe la membrane, il en résulte naturellement que la perméabilité des membranes pour les gaz diminue beaucoup au fur et à mesure qu'elles se dessèchent, à condition, bien entendu, qu'il ne s'y produise pas de déchirures. En ce qui concerne les membranes de cellulose, la dessiccation paraît les rendre complètement imperméables; pour les membranes subérifiées, cuticularisées, lignifiées, l'imperméabilité est presque complète.

Mouvement de l'eau dans la plante et transpiration.

Connaissant les phénomènes d'osmose et d'imbibition, nous pouvons aborder l'étude si importante de la *transpiration des plantes.*

L'élimination d'eau s'opère dans toutes les plantes, même dans celles qui vivent submergées. Il est clair que pour celles-ci elle n'est pas considérable : mais même dans ces cas les modifications de la pression osmotique et les phénomènes de croissance cellulaire amènent une absorption d'eau par la plante (*). Elle est très minime aussi pour les plantes qui, comme beaucoup de Champignons et de Mousses, se dessèchent rapidement lorsque le soleil darde ses rayons sur elles, mais qui conservent la propriété de se revivifier par l'apport d'eau.

Au contraire, le phénomène est très marqué pour les plantes terrestres ordinaires; une grande plante herbacée, un arbre, dégagent dans l'air, surtout au soleil, des quantités d'eau prodigieuses au moyen de leurs feuilles. L'absorption d'eau par ces végétaux se démontre aisément par les deux expériences que voici.

Nous plaçons sur l'un des plateaux d'une balance un récipient plein d'eau dans laquelle plonge, à travers le bouchon, la base d'un rameau de *Plectranthus* par exemple ; à l'aide de poids déposés sur l'autre plateau, nous équilibrons le système. Après un certain temps, — moins long si l'expérience est faite au soleil, — nous constatons que le plateau portant le récipient s'est relevé, c'est-à-dire que celui-ci a diminué de poids, et l'on peut aussi constater que la quantité d'eau qu'il contient est moindre qu'au début de l'expérience. Et comme il est soigneusement bouché, la perte d'eau n'a pu se produire que par l'intermédiaire du rameau qui y plonge.

Une autre expérience consiste à prendre un tube en U plein d'eau

---

(*) Pfeffer, *loc. cit.*, I, p. 119.

et dont les deux branches sont fermées chacune par un bouchon percé d'un trou. Par l'un des bouchons passe la base d'un rameau; par l'autre, un tube de faible ouverture courbé à angle droit et gradué dans sa partie horizontale (la plus longue) : on s'arrange de façon que l'eau remplisse ce tube jusque près de son extrémité libre et l'on note le point où s'arrête la colonne liquide. L'appareil étant alors exposé à la lumière, dans une atmosphère sèche, on constate bientôt que l'extrémité de cette colonne liquide capillaire se déplace peu à peu, allant vers le tube en U. Cela indique évidemment que le volume du liquide diminue dans celui-ci. Et, encore une fois, cette diminution ne peut s'expliquer que par une succion exercée par la tige du rameau, qui évapore de l'eau dans l'air ambiant.

On peut également peser l'appareil avant le début de l'expérience, et après un certain temps, et l'on constatera, comme dans le premier cas, une diminution de poids, due à la perte d'eau évaporée par la plante.

On a calculé qu'un pied de *Helianthus* perd par transpiration environ 1 kilogramme d'eau en douze heures, dans un air sec. Un hectare de bois de Hêtres a donné par transpiration en une saison (1^er^ juin-1^er^ décembre) 2,400,000 à 3,500,000 kilogrammes d'eau, ce qui représente un lac ou une couche d'eau uniforme de 30 centimètres d'épaisseur sur une surface égale à 1 hectare (*).

Ces chiffres énormes tiennent surtout à ce que les feuilles représentent une surface d'évaporation considérable. Ce qui le prouve, c'est que des branches privées de leurs feuilles transpirent beaucoup moins que des branches feuillées. D'autre part, on comprend *a priori* qu'une nappe d'eau de surface donnée doit évaporer plus d'eau qu'une surface égale de feuilles, puisque la plante retient l'eau par toutes ses forces d'osmose et d'imbibition. C'est ce que l'expérience confirme : on a trouvé qu'une nappe liquide évapore de une et demie à sept fois plus qu'une surface égale de feuilles,

---

(*) Expérience de von Höhnel en Autriche. (Voyez Wollny, *Forsch. a. d. Geb. d. Agr. Phys.*, VIII, p. 285, 1885.)

et l'évaporation dans une forêt d'étendue égale à celle de la nappe d'eau n'est que les trois cinquièmes de l'évaporation par cette dernière. Toutefois, dans un arbre, la surface est si grande que la quantité d'eau évaporée n'en reste pas moins extrêmement considérable.

Nous pouvons arriver, en combinant les diverses données connues, aux chiffres suivants d'évaporation pour la Belgique centrale, chiffres approximatifs bien entendu. Par an, le sol y reçoit en moyenne 73 centimètres d'eau (pluie, neige, etc.), dont 41 centimètres du 1er juin au 1er décembre. En un an, également, une nappe d'eau évaporerait 83 centimètres, dont 52 centimètres de juin à décembre. Durant la même période, l'évaporation serait de 30 centimètres environ pour un bois de Hêtres, de 10 centimètres pour le sol dénudé, et pendant sa période de végétation un champ de céréales donnerait à peu près 15 centimètres. L'excès d'eau reçue par le sol y pénètre, formant les nappes aquifères et les sources; elle aboutit finalement à la mer.

Il est facile de se rendre compte que l'évaporation n'est pas ici simplement un phénomène physique, comparable, par exemple, à la dessiccation d'un morceau de papier buvard mouillé, et qu'elle n'est pas identique non plus à l'évaporation d'une nappe liquide : elle a d'ailleurs un rôle physiologique, c'est-à-dire qu'elle intervient dans l'accomplissement des phénomènes vitaux de la plante.

La présence et la circulation de l'eau dans les plantes leur sont indispensables pour différents motifs. Elles en ont besoin pour maintenir leur turgescence, pour assurer l'imbibition. Elles l'emploient dans leurs synthèses organiques, car elle leur fournit l'hydrogène de leurs tissus, et chaque gramme d'hydrogène contenu dans les substances organiques a nécessité l'absorption de 9 grammes d'eau au moins. Mais tout cela ne suffirait pas encore à nous faire comprendre pourquoi la plante absorbe des quantités d'eau si considérables. Nous nous l'expliquons facilement, au contraire, si nous envisageons qu'il est de toute nécessité pour la plante d'accumuler en elle les aliments minéraux contenus dans le sol. Or, l'eau qui a traversé le sol tient en dissolution une très minime proportion de ces sels et les abandonne dans la plante qu'elle quitte par évaporation. Dès lors, nous comprenons aisément l'utilité que présente pour celle-ci l'absorption par les racines de grandes quantités d'eau et son dégagement dans l'atmosphère : l'eau n'est que le moyen, les aliments sont le but (*).

On peut prouver le fait expérimentalement. Il suffit pour cela de cultiver deux mêmes plantes dans des conditions identiques, sauf que l'une est placée dans une atmosphère saturée d'humidité et l'autre dans une atmosphère sèche. Si, après un certain temps, on fait l'analyse des deux sujets, on constate que celui qui était placé dans l'atmosphère sèche donne un résidu solide notablement supérieur à celui que fournit l'autre spécimen : on trouve, par exemple (**), que celui-ci ne donne que 13 % de cendres à peu près, tandis que l'autre en donne 22 %.

Il y a donc une relation entre la quantité de matières minérales accumulées et celle de l'eau évaporée; et, d'autre part, la formation de matière organique est en rapport avec la quantité de matières minérales disponibles. Ainsi se fait-il que, d'une manière générale, les plantes transpirent le plus à l'époque où leur substance sèche s'accroît le plus : cela a déjà été mis en évidence par Lawer (cit. *in* Burgenstein, *Materialen*, p. 720). Dans le cas de l'Orge, Fittbogen a trouvé qu'il se forme environ 1 gramme de substance organique pour chaque 300 grammes d'eau évaporés par la plante. Et Hellriegel trouve que pour produire 1 kilogramme de graines d'Orge, il doit y avoir une évaporation d'environ 700 kilogrammes d'eau.

Le transport de cette eau, son ascension dans la plante, représente un travail considérable : le transport de 50 à 100 litres par

---

(*) D'après Haberlandt (*Grösse der Transpiration,* 1897), la transpiration n'est que l'un des moyens de transport des matériaux nutritifs de la plante, et pas toujours le principal. Surtout dans les forêts humides des tropiques, le courant vers les hydathodes ou stomates aquifères est plus important que le courant de transpiration.

(**) Expérience de Schlœsing (*Comptes rendus,* LXIX, p. 353) sur des feuilles du Tabac.

jour à 50 mètres de hauteur correspond à un travail de 2,500 à 5,000 kilogrammètres. Le soulèvement du liquide est accompagné d'une certaine succion, comme le montre l'expérience décrite plus haut (tube en U). Cette succion se traduit aussi par des vides à l'intérieur des tissus de la plante, à l'époque de la plus grande transpiration. C'est ce qui constitue ce que l'on appelle la « pression négative », qui est due à ce que la plante dégage plus d'eau qu'elle n'en absorbe. Son existence a été démontrée par von Höhnel : on coupe sous le mercure un rameau d'une plante et la base de ce rameau est maintenue sous le liquide; la pression négative agissant, le mercure est attiré dans la tige et peut s'y élever jusqu'à 40 à 50 centimètres de hauteur, ce qui représente une dépression fort notable.

Quel est le siège du courant d'eau nécessaire à la transpiration? Il est clair que dans les plantes cellulaires le transport se fait de cellule à cellule, mais dans celles où il atteint l'importance extrême dont nous venons de parler, il doit exister un appareil spécialement adapté au transport de l'eau.

Considérons un arbre dicotylédone ou gymnosperme. C'est par son tronc que doit passer toute l'eau que rassemblent les racines et qui doit être distribuée aux feuilles; c'est donc dans le tronc que nous allons devoir chercher l'organe de transport.

Au moyen d'une double incision annulaire, enlevons, sur une certaine longueur, l'épiderme et l'écorce jusqu'au cambium (c'est-à-dire le parenchyme et le liber). Couvrons le bois avec une feuille de papier d'étain pour qu'il ne se dessèche pas. La couronne foliaire reste parfaitement fraîche, l'eau y arrive donc en quantité normale et suffisante. Cela nous prouve que nous n'avons pas enlevé l'organe servant au transport de l'eau. Il doit donc siéger dans le bois ou dans la moelle que notre incision a respectés. La moelle ne peut entrer en ligne de compte, car dans les gros arbres elle est desséchée, désorganisée, et du reste il n'est pas rare de rencontrer des arbres creux et qui sont néanmoins en excellente santé; de plus, on peut sans inconvénient la détruire dans une branche coupée, celle-ci n'en continue pas moins à livrer passage à l'eau. Il ne reste donc que le *bois*, et c'est bien par celui-ci que se fait le transport. L'expérience montre, de plus, que l'ascension de l'eau ne se fait pas par le cœur, mais bien par l'aubier. En effet, si nous faisons pénétrer plus avant l'incision annulaire, jusqu'au cœur, nous constatons que l'arbre se dessèche. C'est donc essentiellement à l'*aubier*, ou bois jeune, qu'est dévolue la fonction du transport de l'eau. — Aux Indes anglaises, on fait une application intéressante de cette notion : pour obtenir le bois de Teck, si précieux pour la construction des navires, bien sec, condition nécessaire pour qu'il flotte, on incise le tronc en place jusqu'à l'aubier y compris, et l'apport d'eau est donc arrêté dans la partie supérieure à l'incision; l'arbre ainsi traité est laissé *in situ* pendant deux ans et le bois sèche parfaitement (*).

Ce premier résultat est très important et nous fait d'emblée pénétrer la raison d'être d'une foule de structures végétales. Il est évident qu'il est nécessaire pour la plante d'avoir un système vasculaire très développé, sauf chez les plantes aquatiques, et c'est ce que l'on constate en effet. Il est compréhensible aussi que les arbres dicotylédones et gymnospermes, qui se ramifient et dont la surface foliaire augmente ainsi d'année en année, présentent un accroissement en épaisseur marqué; tandis qu'il n'en est pas de même chez les Palmiers, non ramifiés, et qui perdent chaque année à peu près autant de feuilles vieilles qu'ils en acquièrent de nouvelles, de telle sorte que leur surface foliaire est sensiblement constante (**).

Dans la plante, le problème à résoudre est de distribuer, là où elle est nécessaire, l'eau amenée par les racines. Celle-ci doit donc, naturellement, traverser d'autres tissus encore que le bois, au commencement et à la fin de sa course. Mais ces trajets à travers

---

(*) J. Briquet, *Verbenaceae*. (Engler und Prantl, *Die naturl. Pflzfam.*, IV, 3a, p. 168.)

(**) H. de Vries, *Voeding der Planten*, Bl. 127-129.

l'épiderme et le parenchyme, sont réduits à un minimum, tandis que la canalisation d'eau par le bois s'étend dans tous les coins et recoins du végétal. Cela explique la riche nervation des feuilles. Le transport ultime se fait par osmose entre les cellules.

Ce qui caractérise le bois, ce n'est donc pas que seul il puisse être traversé par l'eau, mais que seul il peut être le siège d'un mouvement rapide du liquide.

Avec quelle vitesse s'effectue dans la plante le transport de l'eau ?

Pour répondre à cette question, on a recours à différentes méthodes. On plonge, par exemple, le pied d'un arbre que l'on vient d'abattre dans une solution colorée qui pénètre dans l'arbre, comme le ferait l'eau non colorée; grâce à la coloration du liquide, on peut suivre facilement son ascension dans la plante et déterminer, par conséquent, la vitesse avec laquelle se fait le transport. Mais il faut noter que les tissus peuvent capter en chemin la matière colorante, ce qui aura comme conséquence naturellement que l'ascension de celle-ci sera en retard sur le mouvement de l'eau. On a cherché également à faire des déterminations de vitesse d'ascension en employant des solutions incolores de substances dont on peut aisément démontrer la présence par l'un ou l'autre procédé : une de ces substances est le lithium, que l'on peut déceler facilement, grâce à la coloration rouge caractéristique qu'il donne à la flamme. On arrose donc une plante en pot, ou en culture aqueuse, avec une solution de nitrate ou de chlorure de lithium, et après un certain temps, on fait, à l'aide de coupes, l'essai à la flamme : on détermine de cette façon à quelle hauteur s'est faite l'ascension du liquide.

On s'est assuré ainsi que l'eau peut parcourir dans les plantes ordinaires jusqu'à $3^{cm}43$ par minute, soit plus de 2 mètres par heure. Ce n'est guère que pour des plantes à vaisseaux larges, certaines lianes, *Bryonia*, etc., qu'on a trouvé davantage : le maximum est 6 mètres par heure. Quelques faits semblent au premier abord en contradiction avec ces données et paraissent indiquer que la vitesse d'ascension est bien plus considérable. Ainsi, en été, si l'on arrose des plantes d'aspect languissant, on voit reparaître presque aussitôt la turgescence, ce qui semblerait impliquer une ascension fort rapide de l'eau. Mais, en réalité, il n'en est rien, et le fait que la plante reprend si promptement sa turgescence s'explique fort simplement. Il restait, en effet, dans la plante une certaine quantité d'eau, insuffisante, seule, pour maintenir la turgescence; dès que, grâce à l'arrosage, il y a eu à la base un afflux d'eau, cet apport léger a suffi — s'ajoutant à la quantité encore présente — pour ramener la rigidité de la plante. Un exemple en fera aisément saisir le mécanisme : il nous suffit de nous représenter, d'une part une chaîne d'ouvriers se passant de main en main un même seau d'eau, et de l'autre une chaîne de même longueur mais dans laquelle chacun, sauf le dernier, est muni d'un seau qu'il passe à son voisin: il est clair que dans ce dernier cas, l'ouvrier terminant la chaîne sera plus vite en possession d'un seau que si celui-ci doit d'abord suivre toute la chaîne avant de lui arriver; le premier cas, où un seul seau est passé de proche en proche correspond à la vitesse du courant, tandis que le second, où chacun est muni d'un seau et peut immédiatement le passer à son voisin, représente l'effet utile de l'arrosement : le dernier ouvrier est-il dépourvu de seau, il suffit de faire passer les seaux de main en main pour que presque aussitôt il en soit muni, le recevant de l'ouvrier le précédant dans la chaîne; de même dans la plante languissante, un faible afflux d'eau suffit à compléter la chaîne.

Il nous reste deux questions à envisager : Où circule l'eau dans le bois et quelle est la force qui la fait monter dans la plante ? Le problème est celui-ci : Comment peut-on expliquer l'ascension de l'eau dans les arbres à des hauteurs de 100 mètres et plus ?

Ce problème est loin d'être résolu, bien que diverses théories aient déjà été proposées pour donner une explication du phénomène. On peut grouper sous deux rubriques les théories émises :

I) Théorie faisant circuler l'eau dans l'*épaisseur des membranes*. Elle suppose que dans chaque vaisseau le siège véritable du courant n'est pas la cavité du vaisseau, mais bien la membrane : c'est donc par imbibition que se ferait l'ascension de l'eau dans la plante. Cette *théorie de l'imbibition* a eu pour défenseurs Sachs et, pendant longtemps, Pfeffer.

II) Théories faisant circuler l'eau dans la *cavité des vaisseaux*. Il y en a plusieurs :

1. Théorie fondée sur l'osmose : elle est due à Dutrochet.
2. Théorie basée sur la simple capillarité : elle a pour auteur Böhm.
3. Théorie invoquant l'existence dans le vaisseau d'un chapelet de Jamin.
4. Théorie se basant sur la capillarité et certaines différences de pression. Elle eut jadis pour défenseur Böhm ; Hartig et Vesque la défendent également.
5. Théorie s'appuyant sur la capillarité, la pression radiculaire et l'activité des rayons médullaires. Elle compte parmi ses partisans Westermaier et Godlewski.
6. Enfin, la théorie qui fait jouer le rôle principal à la cohésion de la colonne liquide, à laquelle s'ajoutent l'imbibition et la succion foliaire. Elle a pour défenseurs Dixon et Joly, Askenasy, etc.

Nous allons exposer plus en détail ces diverses théories en faisant ressortir les principales objections qu'on a formulées contre chacune d'elles.

I. — THÉORIE QUI FAIT MONTER L'EAU PAR L'ÉPAISSEUR DES MEMBRANES DU BOIS.

Théorie de l'imbibition ou de Sachs (et de Jamin [*corps poreux*, p. 42]).

Cette théorie ingénieuse a longtemps régné en Allemagne d'une manière presque générale, et elle compte encore aujourd'hui des partisans.

Se fondant sur cette observation, que même à l'époque de la transpiration la plus active les vaisseaux ne sont que partiellement remplis d'eau, Sachs conclut que *l'eau de transpiration s'élève par l'imbibition dans l'épaisseur des membranes.*

Ce qu'il y a de séduisant dans la théorie de l'imbibition, c'est qu'elle est la seule qui se joue absolument des hauteurs énormes auxquelles l'eau doit être élevée : pour elle, *l'eau ne pèse pas.* De même qu'un sel peut monter lentement par diffusion dans l'eau, jusqu'à une hauteur quelconque, ainsi l'eau de transpiration pourrait être élevée par l'imbibition aussi haut qu'on le veut.

Sachs invoquait encore trois arguments principaux :

1) En premier lieu, l'épaisseur des membranes est suffisante pour permettre une ascension abondante de l'eau : dans le bois, la place occupée par les membranes est ordinairement égale à 35 °/₀ du volume total, et dans le bois dense, elles représentent jusque 75 et 95 °/₀.

2) En second lieu, si l'on plie une tige, par exemple, à angle aigu, il est fort probable qu'ainsi l'on obstrue la lumière des vaisseaux; et cependant, on constate que les feuilles portées par cette tige ne se flétrissent pas, c'est-à-dire qu'il y a apport d'eau par la tige, malgré le pliement : les cavités étant obstruées, l'ascension ne peut donc se faire que par imbibition.

3) Enfin, s'il est vrai que l'eau pénètre et circule dans la plante par la cavité des vaisseaux et non par les membranes, il faudrait, lorsqu'on plonge dans l'eau un morceau de bois sec, voir s'échapper de celui-ci des bulles d'air chassées des vaisseaux par l'eau qui y pénètre : or on n'observe pas ce dégagement et, par conséquent, il faut admettre que l'ascension de l'eau ne se fait pas par les cavités du bois.

Ces arguments de Sachs ne sont nullement irréfutables. Nous allons brièvement passer en revue les objections qu'on peut leur opposer.

1) Le développement considérable des membranes dans le bois peut s'expliquer autrement que par le rôle qu'elles jouent dans l'imbibition. Le bois sert, en effet, à donner à la plante de la solidité, grâce précisément à l'épaississement des membranes.

2) Les expériences de pliement ne prouvent rien, car on peut s'assurer au microscope que la lumière des vaisseaux n'est pas

obstruée, grâce aux épaississements de la membrane (Scheit, Botan, Zeit, 1884; Russow).

3) Lorsqu'on plonge dans l'eau du bois sec, il ne se dégage pas de bulles d'air : le fait est exact, mais il était à prévoir ! On sait, en effet, par les expériences de W. Thomson, que les membranes humides sont perméables à l'eau et non à l'air : on peut le démontrer aisément pour un tissu quelconque.

D'autre part, certains faits montrent que la circulation de l'eau se fait réellement par les cavités des vaisseaux et non par l'intermédiaire des membranes :

1) Dans certaines plantes, on peut, par transparence, observer directement le mouvement de l'eau. C'est le cas, par exemple, pour *Impatiens*, qu'a étudiée Vesque.

2) Dans la structure anatomique du bois, on rencontre beaucoup de structures dont la signification s'explique facilement si l'on admet la circulation de l'eau dans les cavités des vaisseaux : les ponctuations aréolées notamment. Au contraire, si l'on n'admet pas la filtration d'un élément à l'autre, elles sont difficilement explicables.

3) Nous venons de voir qu'en pliant une tige, on n'obstrue pas les vaisseaux, et qu'il est donc fort explicable que l'eau continue à monter dans la plante. Pour démontrer que cette ascension se fait bien par les cavités des vaisseaux, il faut donc trouver un autre moyen d'obstruer ceux-ci. On peut y arriver de deux façons : ou bien à l'aide d'une pince à vis on comprime fortement la tige, en exerçant une pression suffisante pour oblitérer les cavités : on constate alors que les feuilles se flétrissent, qu'il n'y a donc plus apport d'eau. Ou bien on peut utiliser le phénomène de la pression négative dont nous avons parlé : on prépare de la gélatine à 15-20 °/₀, maintenue liquide par une légère chaleur, et *sous* le liquide on coupe la tige que l'on étudie : par suite de la pression négative, la gélatine s'engouffre dans les vaisseaux. Il suffit alors de placer la tige dans l'eau fraîche, ce qui amène la coagulation de la gélatine, solide à cette température, — et bientôt on voit les feuilles se flétrir : l'ascension de l'eau est donc arrêtée. Si l'on a employé de la gélatine colorée, éosinée ou noircie, par exemple, on

s'assure aisément, à l'aide de coupes, que la gélatine n'a pas pénétré dans les membranes (c'est d'ailleurs un colloïde) et qu'elle remplit la lumière des vaisseaux. — Dans ces deux expériences, rien n'empêchait l'ascension d'eau par imbibition des membranes, et cependant la plante s'est flétrie. Il semble donc hors de doute que la théorie de Sachs doit être rejetée.

4) On a également fait remarquer (Hartig) que les vaisseaux renferment toujours une certaine quantité d'eau, et qu'on ne voit pas comment leurs membranes se dessécheraient suffisamment pour provoquer des déplacements de l'eau d'imbibition.

Disons encore que, dans ces dernières années, Bokorny (*) a admis, comme Sachs, l'ascension d'eau par les membranes. Mais ses expériences ne sont rien moins que concluantes.

II. — THÉORIES QUI FONT CIRCULER L'EAU DANS LES CAVITÉS DES ÉLÉMENTS LIGNEUX.

On est assez généralement d'accord pour admettre que c'est par les cavités du bois que se fait le transport de l'eau. Mais quant au mécanisme de l'ascension, c'est à peine si l'on trouverait deux physiologistes absolument de même avis. Le débat est donc loin d'être clos.

Étudions successivement les principales théories qui ont été émises.

1° *Osmose.* — Dutrochet a cherché à édifier une théorie basée sur les phénomènes d'osmose se passant dans les racines et les feuilles. Mais il ne donnait pas d'explication du charriage de l'eau dans les parties intermédiaires. Or ce charriage se fait par le bois, et les éléments ligneux sont morts et ne peuvent donc agir par osmose.

(*) Bokorny, *Die Wege des Transpirationstromes in der Pflanze,* et *Weitere Mittheilung über die wasserleitenden Gewebe.* (Jahrb. Wiss. Bot., XXI, pp. 464-503 et 505, 1890.) — Critique par Kienitz-Gerloff dans le *Bot. Zeit.,* p. 410, 1890.

2° *Simple capillarité.* — Cette théorie, due à Böhm, admet que l'ascension de l'eau dans la plante se fait par capillarité simplement. Mais elle ne donne pas de solution satisfaisante, et l'on peut y faire diverses objections :

1) La simple capillarité ne suffirait que pour une ascension de quelques mètres. Les lois de la capillarité montrent, en effet, que dans un tube en verre de 10 μ de diamètre, l'eau ne monte qu'à 3 mètres de hauteur. Mais Böhm dit (*) que l'attraction capillaire est bien plus forte dans les vaisseaux des plantes que dans des tubes de verre. — Les expériences de Strasburger (**), au contraire, montrent que dans les vaisseaux d'*Aristolochia* l'ascension capillaire de l'eau est sensiblement moindre que dans des tubes en verre, parfois moins de la moitié. Cela tient probablement à la forme différente du ménisque (***) ;

2) L'ascension capillaire n'a de signification que si la colonne liquide est terminée par un ménisque concave, nous l'avons vu. Or, on comprend qu'il y ait un ménisque dans un tube ouvert, mais on ne se présente pas la possibilité d'existence d'un ménisque, par exemple, dans les trachéides fermées aux deux extrémités du bois des Conifères ;

3) On sait par les expériences de Vesque que la colonne liquide dans les vaisseaux n'est pas continue, comme le voudrait cette théorie, mais qu'il y a, en réalité, un chapelet de Jamin, la colonne liquide étant coupée par des index gazeux (air ou vapeur d'eau).

3° *Simple chapelet de Jamin.* — Les propriétés du chapelet de Jamin suffisent-elles à expliquer l'ascension de l'eau dans la plante ? Comme nous l'avons vu, un tel chapelet permet une ascension à

(*) Böhm, *Ueber Ursache der Wasserbewegung in transpirirenden Pflanzen.* (Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1890, et Botan. Centralbl., vol. XLII, p. 234, 1890.)

(**) Strasburger, *Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen*, p. 807, 1891.

(***) Cf. Copeland, *The Rise of the Transpiration stream : An historical and critical Discussion*, p. 183. (Botan. Gaz., XXXIV, p. 161, 1902.)

une plus grande hauteur qu'une colonne liquide continue, les index gazeux lui donnant un poids moyen plus faible. Mais nous savons aussi que le déplacement total d'un chapelet de Jamin est fort difficile, par suite de la grande résistance qu'il oppose à l'ascension comme à la descente. Il ne suffit donc évidemment pas à expliquer la circulation de l'eau dans les vaisseaux.

— La capillarité seule ne suffisant pas, on a cherché à faire intervenir dans le phénomène une ou plusieurs autres forces coopérantes. D'où les théories qui suivent.

4° *Capillarité et différences de pression.* — Cette théorie est celle que défendit jadis Böhm, qui plus récemment a modifié ses idées et admet — nous l'avons vu tantôt — la capillarité seule comme cause primaire de l'ascension. Elle a été depuis perfectionnée par Hartig et Vesque et est connue sous le nom de « Gasdrucktheorie ».

La Gasdrucktheorie reconnaît l'existence du chapelet de Jamin. Dans les vaisseaux et les trachéides, il y a à la fois de l'air et de l'eau : de l'air (ou de la vapeur d'eau) au centre, à une faible pression; de l'eau tout autour. Comment se fait l'ascension de l'eau? Voici l'interprétation de Hartig :

La transpiration des feuilles aspire l'eau du bois dans toutes les régions supérieures de la plante; cet enlèvement d'eau a pour conséquence d'augmenter dans les trachéides de cette région le volume disponible pour l'air ou la vapeur d'eau qu'elles renferment, et de diminuer la pression du gaz. Il en résulte que dans ces trachéides la pression est plus faible que dans celles qui sont situées plus bas : la pression plus forte de celles-ci va donc faire filtrer de l'eau vers les trachéides supérieures, et ainsi de suite, de proche en proche, jusqu'à la base du système. Ce sont donc les différences de pression des gaz inclus dans les trachéides qui chassent l'eau des régions inférieures vers les régions plus élevées, tandis que la capillarité retient l'eau et la fait monter à l'intérieur de chaque trachéide individuellement; et c'est l'osmose des tissus vivants de la racine qui fournit à la plante l'eau nécessaire.

Dans la théorie de Hartig, chaque trachéide est donc regardée comme une petite pompe, — aspirante par en bas, foulante par en haut, — et ces pompes s'associent pour produire l'effet total, l'ascension de l'eau.

Mais on peut faire à la Gasdrucktheorie diverses objections :

1) On peut expliquer ainsi l'ascension jusqu'à une vingtaine de mètres, mais il n'en est plus de même pour des hauteurs de 50 à 100 mètres : l'espace occupé par la bulle gazeuse dans les trachéides n'est pas assez considérable pour donner une explication satisfaisante.

2) Vesque dit bien que l'eau contenue dans chaque trachéide ne pèse pas, parce qu'elle est supportée par le petit coussinet d'air ou de vapeur d'eau. Mais il est difficile de concevoir que si ces coussinets empêchent la chute de l'eau, ils n'en entravent pas aussi l'ascension.

3) De plus, on peut se demander s'il est légitime de faire intervenir la capillarité dans chaque trachéide, puisqu'il n'y a pas là un ménisque concave terminal, nécessaire, d'après ce que nous avons vu.

4) Enfin, on doit à Strasburger une expérience inconciliable avec la Gasdrucktheorie. Il enferme la base d'une plante (*Taxus*) dans un récipient dans lequel règne le vide, ce qui fait donc que la racine est soustraite à l'action de la pression atmosphérique. La transpiration continue, la circulation n'est donc pas arrêtée, comme on devrait l'observer si la théorie de Hartig était exacte.

— Récemment (1902), Copeland a repris cette théorie, mais il en reconnaît lui-même la faiblesse.

5° *Capillarité, pression radiculaire et activité osmotique des cellules vivantes des rayons médullaires.* — Cette théorie a pour défenseurs Westermaier et surtout Godlewski ; Schwendener s'y rallie en partie. Janse l'a également appuyée (*).

Les forces régnant dans le bois, formé d'éléments morts, ne suffisant pas, on a admis qu'il y avait intervention des cellules

---

(*) J.-M. Janse, *De medewerking der mergstralen aan de waterbeweging in het hout,* 1885.

vivantes, qui sont des réservoirs de force : elles interviendraient dans le phénomène tout le long de la colonne que représente la plante.

Voici comment Godlewski se représente l'ascension de l'eau : la pression radiculaire — dont nous aurons à parler ailleurs — fait monter l'eau jusqu'à une certaine hauteur, puis interviennent les cellules vivantes : de place en place, les cellules parenchymateuses, et notamment les rayons médullaires, pompent par osmose l'eau des vaisseaux. Puis, par le même mécanisme que nous apprendrons à connaître pour la pression radiculaire, elles expulsent cette eau et la lancent dans les vaisseaux situés plus haut ; elle est pompée à un niveau supérieur par d'autres cellules parenchymateuses, chassée plus loin, et ainsi de suite. C'est ce que Godlewski nomme avec raison un système de pompes aspirantes et foulantes.

A l'appui de cette théorie, on a invoqué les ponctuations généralement très marquées par lesquelles les cellules des rayons médullaires sont en rapport avec les vaisseaux ou les trachéides, non seulement chez les Conifères. mais encore chez les Dicotylédones (*).

On a objecté qu'en tuant par la chaleur tous les parenchymes d'une branche de quelques décimètres de longueur, on n'empêche pas l'ascension de l'eau. Mais cela ne prouve encore rien, car il est possible que les cellules vivantes ne soient nécessaires que pour des hauteurs plus considérables.

L'*expérience décisive*, comme le dit Vesque (**), serait de tuer tous les éléments vivants du bois sur plus de 10 [ou mieux 13] mètres de longueur, et de voir si par là l'ascension de l'eau est ou non arrêtée.

Strasburger est parvenu à réaliser cette expérience importante. Il prend des tiges d'une vingtaine de mètres de longueur et tue toutes leurs cellules vivantes, soit en plongeant une liane, par exemple, dans un bain d'eau bouillante, sauf l'extrémité, soit en faisant monter dans un arbre des liquides vénéneux (solution de

---

(*) Westermaier, *Arb. Bot. Inst. Berlin*, p. 25, 1888.

(**) Vesque, *Ann. Agron.*, XI, p. 497.

sulfate de cuivre, acide picrique, etc.). Après la mort de tous les éléments vivants de la plante, il constate que l'ascension *continue :* Strasburger a vu monter les liquides vénéneux en question à 19 mètres chez l'Érable, 20 chez le Hêtre, 22 chez le Chêne (*). Dans un cas, il a vu monter jusqu'à 22 mètres de la fuchsine picrique dans un Chêne tué, trois jours auparavant, par l'acide picrique (**).

D'un autre côté, le courant de transpiration continue de même après que les racines ont été tuées par l'eau bouillante (Hansen, Böhm, 1890).

Enfin, cette théorie attribue aux cellules des rayons médullaires un rôle spécifique dans leur rôle de pompe, ce qui implique que l'on ne pourrait renverser le sens du courant. Or, l'expérience prouve qu'il n'en est rien et que le courant peut parfaitement être dirigé en sens inverse (***), et cela de façon durable.

Strasburger conclut de ses recherches (IV) que l'ascension de l'eau dans la plante est un phénomène purement physique, mais qu'aucune des explications physiques proposées jusqu'ici n'est suffisante : ni la capillarité, ni la pression atmosphérique, ni la pression radiculaire.

6° *Cohésion de la colonne liquide.* — Simultanément et indépendamment, Dixon et Joly, en Angleterre (fin 1894), et Askenasy, en Allemagne (commencement 1895), ont fait intervenir dans le problème un nouveau facteur : la cohésion des colonnes liquides.

Le travail de ces auteurs est en grande partie analogue à des recherches de Jamin (V), sur lesquelles j'insiste depuis longtemps dans ce cours de doctorat et qui datent d'avant 1861. Jamin sché-

---

(*) Strasburger, *Ueber das Saftsteigen,* p. 15. Iena, 1893.

(**) Id., *loc. cit.,* p. 12.

(***) Id., *loc. cit.,* p. 21; *Leitungsbahnen,* p. 939.

(IV) Notons cependant que Pfeffer (*Energetik,* p. 262) est d'avis que les expériences de Strasburger ne prouvent *pas* que les éléments vivants de la plante n'interviennent point dans l'ascension de l'eau.

(V) Jamin, *Corps poreux,* 1861.

matise la plante par deux vases poreux et reliés entre eux par un cylindre en plâtre renfermé dans un tube de laiton. Le vase poreux inférieur plonge dans l'eau ou est entouré de terre humide : il représente la surface absorbante des racines ; le vase supérieur est librement exposé à l'air : c'est la surface évaporante des feuilles ; le cylindre intermédiaire représente la tige de la plante. Dans un tel système, l'ascension de l'eau se fait fort bien, le vase poreux supérieur perdant par évaporation de l'eau que lui rend alors le vase inférieur.

Seulement Jamin admet (*), à tort d'après ce que nous avons vu, que l'eau monte dans les arbres non par les cavités des vaisseaux, mais dans l'épaisseur des membranes ou — comme il dit — « par les fibres ». Dixon, Joly et Askenasy (**) admettent au contraire l'ascension par les cavités, en faisant, de plus, intervenir la cohésion de l'eau, tandis que Jamin invoquait l'imbibition uniquement.

Askenasy interprète comme suit le phénomène : « La *chaleur solaire* provoque l'*évaporation* à la surface extérieure des cellules du mésophylle ; à cause du pouvoir d'*imbibition* de leur membrane, ces cellules enlèvent de l'eau au suc cellulaire contenu dans leur vacuole, ce qui augmente le *pouvoir osmotique* du suc cellulaire. Celui-ci exerce donc une *traction* qui, grâce à la *cohésion* de l'eau, se transmet jusqu'aux cellules vivantes de la racine. Ici cette traction se transforme de nouveau en *pouvoir osmotique* qui aboutira à l'*entrée d'eau* dans la plante, si les racines sont en contact avec de l'eau ».

Si l'on admet la cohésion, cette théorie est donc parfaite. A première vue, cette traction transmise par un fil d'eau semble bizarre, et, ainsi que le disait F. Darwin au Congrès de la British Association tenu à Liverpool en 1896, c'est comme si l'on parlait de tirer quelque chose à l'aide d'une « corde de sable » !

Mais en réalité, cette cohésion, c'est-à-dire la résistance à la sépa-

---

(*) Jamin, *loc. cit.*, p. 42.

(**) Askenasy, *Beiträge zur Erklärung des Saftsteigens*, XCVI, p. 11. (Verhand. Naturh. Ver. Heidelb., 1895.)

ration des particules liquides dans la direction des forces qui agissent sur elles, existe; nous avons déjà eu l'occasion de le dire. Dans le beau travail qu'il a publié dans les *Mémoires des savants étrangers de l'Académie de Belgique* (t. XVII, 1845), le meilleur qui ait paru sur ce sujet, le physicien belge Donny a montré par exemple qu'une colonne liquide peut rester suspendue dans un tube, malgré son poids et les secousses qu'on lui imprime. De même, Berthelot a fait voir que si l'on remplit complètement à 28°, par exemple, un tube au moyen d'un liquide dilatable, et si l'on ferme à cette température le tube, le liquide continue à le remplir entièrement quand il se refroidit à 18°, pourvu qu'on ne le secoue pas : le liquide est donc *étiré* par son adhérence au verre, malgré la contraction qui tend à se produire en lui par le refroidissement. On a établi également que cette propriété existe dans les liquides, même s'il s'y trouve des bulles gazeuses, ce qui est précisément le cas dans les végétaux. Par conséquent, on peut admettre, semble-t-il, qu'une colonne liquide se conduit à cet égard comme le ferait une tige solide tirée à son bout supérieur et transmettant la traction jusqu'au bout inférieur : en un mot, qu'elle forme *corde*.

La traction exercée par l'évaporation est-elle suffisante pour amener l'ascension de la colonne liquide ?

Böhm a pu s'assurer que dans différents cas la force d'évaporation suffit pour soulever une colonne de mercure supérieure à celle faisant équilibre à la pression atmosphérique. Il a vu, notamment, une branche en pleine évaporation soulever une colonne de 90 centimètres, soit 16 de plus que la pression atmosphérique. De même, Askenasy a réalisé une expérience imitant l'évaporation par la plante, et il a mesuré la colonne de mercure qu'on peut soulever : il prend un tube long de 1 mètre à 1^{m}50, élargi supérieurement en un entonnoir dont l'ouverture est fermée par un diaphragme en plâtre; il remplit ce tube d'eau et introduit alors la base dans un récipient plein de mercure; puis le système est exposé à l'air. Le diaphragme en plâtre qui ferme le tube laisse évaporer l'eau qui l'imbibe, et celle-ci est graduellement remplacée par de l'eau venant du tube. Par conséquent, la quantité d'eau que renferme celui-ci diminue peu à peu et le mercure est attiré dans le tube : la traction ainsi exercée a permis à Askenasy de soulever le mercure à une hauteur de 89 centimètres, soit à 14 centimètres au delà de la pression atmosphérique.

Dixon et Joly (*) ont fait des déterminations de la valeur de la traction en forçant les branches à évaporer dans un milieu aérien à pression élevée et en recherchant quelle est la pression maxima sous laquelle les feuilles continuent à évaporer. Ils ont trouvé que l'évaporation continue pour la plupart des plantes jusqu'à des pressions extérieures de 15 à 20 atmosphères : les feuilles de *Tilia* et de *Cytisus* ne se fanent même que sous des pressions de 26 à 30 atmosphères. Or les fortes pressions compriment mécaniquement les cellules et en font sortir de l'eau, comme le ferait une solution hypertonique; si donc les cellules continuent sous ces pressions à absorber de l'eau, c'est qu'elles développent une succion d'une force énorme.

Quelle force doit exercer la succion foliaire pour rendre compte de l'ascension dans les arbres les plus élevés?

Pour satisfaire à la théorie, il ne suffit pas d'une dizaine d'atmosphères, car il ne faut pas seulement que la succion *soulève* l'eau; il faut encore qu'elle lui fasse *vaincre les résistances* qu'elle rencontre dans le bois. Il semble, d'après Janse, que ces résistances agissent comme si le poids de la colonne était *quintuplé :* pour un arbre haut de 100 mètres, la traction doit donc avoir une valeur de 50 atmosphères. Or, les forces osmotiques s'exerçant dans les cellules atteignent au plus 20 atmosphères (**).

Mais il ne faut pas oublier que dans cette théorie la traction est exercée à la fois par le pouvoir osmotique des cellules et surtout,

---

(*) DIXON, *On the Physics of the transpiration current,* Londres, 1897. — DIXON et JOLY, 1894. (PROC. ROYAL SOC. LOND., and PHILOS. TRANS. ROYAL SOC., vol. CXXVI, p. 568.)

(**) Il est vrai que Laurent (*Recherches physiologiques sur les Levures* [ANN. SOC. BELGE DE MICROSC., XIV., 1890, p. 31; reproduit dans REC. INST. BOT. BRUX., I, p. 135]) indique des valeurs de 60-70 atmosphères.

selon Askenasy, par le pouvoir d'imbibition des membranes. Et l'on sait que celui-ci est *énorme* et atteint des valeurs dépassant 50 atmosphères.

Au récent Congrès de Liverpool (septembre 1896), F. Darwin a résumé (*) les objections faites contre la théorie qui venait d'être proposée, en deux principales :

1. Nous ne savons pas s'il y a des forces osmotiques assez puissantes dans les feuilles pour soulever l'eau à plus de 40 mètres de hauteur.

2. Il n'est pas suffisamment prouvé que certains des vaisseaux, au moins, renferment des colonnes liquides continues. — Kienitz-Gerloff (**) insiste également sur cette difficulté.

A la première de ces objections, on peut répondre, je viens de le dire, qu'il ne faut pas seulement tenir compte de la pression osmotique des feuilles, mais aussi — et largement — du pouvoir d'imbibition des membranes.

Quant à la seconde, Askenasy y avait déjà répondu en disant que la présence de petites bulles d'air dans les vaisseaux n'empêche pas la traction de se transmettre; cela ressort des expériences de Donny lui-même. J'ajouterai que Jamin (***) montre aussi que le chapelet eau-air reste mobile si le nombre des index d'air n'est pas trop élevé. De plus, il faut, je pense, tenir compte de la parfaite mouillure dans les vaisseaux, nécessitant un effort bien moindre pour amener le déplacement de la colonne que ce n'est le cas dans un tube en verre, par exemple (IV).

En somme, si la théorie de la cohésion de la colonne liquide n'est pas encore parfaite, c'est du moins elle qui rend le mieux compte du phénomène de l'ascension de l'eau dans la plante, et elle se perfectionnera sans doute dans la suite.

(*) Voyez *Report of a discussion on the ascent of water in trees.* (REPORT BRIT. ASSOC. ADV. SC., 1896, p. 636, et ANN. OF BOTANY, vol. X, p. 636, 1896).

(**) *Botan. Zeit.*, n° 15, p. 230, 1896.)

(***) *Corps poreux*, p. 49.

(IV) Cette idée se trouve aussi dans STRASBURGER et ASKENASY.

Mais finalement il faut encore conclure cette étude à peu près comme le faisait, en 1888, Westermaier (*), en disant : « On peut dire qu'il y a dans les arbres élevés, entre la couronne et le système des racines, un morceau de tige que n'atteint ni la succion d'en haut ni la pression d'en bas. Dans cette région, l'eau ne peut monter que par des forces qui ont leur siège dans la tige même et qu'il s'agit encore d'étudier plus complètement ».

(*) Westermaier, *Die Wiss. Arb. d. Bot. Inst. Berlin*, p. 26, 1888.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE
SUR LA
FLUIDITÉ DES SOLUTIONS ALBUMINOÏDES

PAR

I. STARKE (¹)

(D'après des expériences faites en collaboration avec feu Léo Errera.)

(*Institut botanique. Bruxelles.*)

Introduction.

Les rapports de la fluidité des solutions albuminoïdes avec la température nous intéressent pour plusieurs raisons: d'un côté ces solutions sont le plus souvent coagulées par la chaleur; c'est-à-dire qu'à une température plus ou moins élevée, elles précipitent, sous forme de substance albuminoïde dite *coagulée*, au moins une partie des matières protéiques dissoutes. Le tout représente un phénomène complexe, dans lequel, en dehors de facteurs purement chimiques, interviennent aussi des facteurs d'ordre physico-chimique: et la fluidité des solutions constitue un de ces derniers. Elle en constitue même un des plus essentiels et qui dépend si intimement de la température, qu'on doit se demander si la coagulation des liquides albuminoïdes par la chaleur a peut-être aussi des rapports avec les variations de leur fluidité, variations qu'on provoque de façon certaine, en élevant la température.

D'un autre côté, nous nous trouvons ici en présence d'une ques-

---

(¹) Ce travail a paru aussi dans les *Archives internationales de Physiologie*, vol. IV, fasc. 4 (février 1907.)

tion qui, en dehors de son caractère physico-chimique, présente encore un certain intérêt physiologique, puisque les solutions d'albuminoïdes, formant le matériel des études suivantes, ont pour origine, presque sans exception, les organismes vivants, surtout les animaux. Or, parmi les animaux il y en a beaucoup qui se distinguent de leur entourage par une température propre de leur corps, supérieure à la température du milieu ambiant, et qui ne peut varier que dans des limites assez étroites, sans porter atteinte à la santé ou même à la vie de l'organisme.

Ainsi et plus spécialement les liquides albuminoïdes fournis par les Mammifères et les Oiseaux nous viennent d'organismes ayant une température de corps de 37 à 41°. Et comme nous connaissons le lien étroit entre les phénomènes vitaux de ces organismes et leur température, nous arrivons, par une filiation d'idées tout à fait logique, à nous demander : N'y a-t-il peut-être pas aussi un rapport entre la fluidité des solutions albuminoïdes et la température propre des animaux qui les fournissent ? Ou, pour ne pas impatienter le lecteur : n'y a-t il pas peut-être même un *optimum* de la fluidité chez les liquides organiques tels que nous allons les examiner, un *optimum* de la fluidité lié à la température interne des animaux en question ?

Voilà de quoi attirer l'attention des physiologistes sur un sujet qui, au premier abord, ne paraît être qu'un cas spécial de la physico-chimie.

LITTÉRATURE.

Parmi les travaux traitant de la fluidité des liquides organiques et publiés jusqu'ici, nous avons à citer : F. Bottazzi (1), Burton-Opitz (2), A. Mayer (3), G. Rossi (4) et E. Cavazzani (5).

---

(1) F. Bottazzi, *Recherches sur la viscosité de quelques liquides organiques et de quelques solutions aqueuses de substances protéiques.* (Arch. ital. Biol. 1898, XXXIX, 401-425.)

(2) R. Burton-Opitz, *A comparative study of the viscosity of the blood.* (The American Journal of Physiology, VII, 2.)

Ueber die Veränderung der Viscosität des Blutes unter dem Einfluss verschiedener

Bottazzi a examiné la fluidité du sérum du sang de chien, de la lymphe de chien, du lait de vache, de la bile de veau et de chien et du blanc d'œuf battu et filtré. Les déterminations se faisaient à + 15°, et sur quelques-uns de ces liquides aussi à + 39°. Dans ces cas-là, la fluidité était notablement plus élevée à + 39° qu'à + 15°.

Burton-Opitz a expérimenté avec le sang du lapin, du chien, de la grenouille et de la tortue. Il a constaté que la fluidité du sang des animaux *à sang chaud* augmentait quand la température s'élevait de 10° à 40°.

Les travaux de ces deux auteurs ne nous disent rien sur les rapports possibles entre la coagulation des solutions albuminoïdes par la chaleur et leur fluidité. Ils ne nous renseignent pas non plus sur la possibilité d'un *optimum* de fluidité dans les solutions albuminoïdes, qui proviennent des animaux à sang chaud. D'ailleurs ces deux excellents expérimentateurs s'intéressaient surtout à des questions, très importantes en elles-mêmes, mais qui sortent du cadre de nos recherches.

Quant aux expériences de Cavazzani, elles concernent uniquement le lait, c'est-à-dire un liquide ne coagulant pas par la chaleur et qui ne constitue qu'un produit de sécrétion, destiné seulement à l'alimentation.

Ce n'est donc qu'avec les travaux de Mayer et de Rossi, que nous nous rapprochons du sujet de nos propres recherches. Mayer et Rossi s'occupent directement des rapports de la coagulation par la chaleur des solutions albuminoïdes et de leur fluidité, le premier travaillant sur le plasma sanguin de cheval, le second sur le sérum

---

Ernährung und experimenteller Eingriffe. (ARCH. F. DIE GES. PHYSIOL., 1900, LXXXII, 447-463.)

(3) A. MAYER, *Études viscosimétriques sur la coagulation des albuminoïdes du plasma sanguin par la chaleur.* (C. R. SOC. BIOL. 1902, LIV, 367.)

(4) G. ROSSI, *Sulla temperatura e sul tempo di coagulazione delle proteine del siero di sangue in rapporto con la viscosità di questo.* (ARCHIVIO DI FISIOLOGIA, 1905, II, 599-608.)

(5) E. CAVAZZANI, *Reazioni viscosimetriche del latte.* (ARCHIVIO DI FISIOLOGIA, 1905, II, 513-520.)

de sang de toute une série d'animaux (chien, porc, bœuf, lapin, dindon, canard, *Orthagoriscus mola*, *Squatina angelus*, *Torpedo marmorata*, *Scyllium stellare*). Ils arrivent au même résultat important, que la coagulation par la chaleur est précédée d'une diminution de fluidité de la solution albuminoïde (une augmentation de viscosité correspondant à une diminution de fluidité). Cela veut dire, pour employer les termes de Mayer lui-même : avant qu'un autre signe, même l'*opalescence*, n'en avertisse l'observateur, il existe déjà des variations internes, se traduisant par une diminution de fluidité (ou augmentation de viscosité), diminution qui va s'accentuant de plus en plus jusqu'à la coagulation.

Le fait ainsi constaté, nous avons à répondre à la question suivante : lorsqu'on élève la température de la solution albuminoïde jusqu'au degré où la coagulation par la chaleur se produit, à quel moment la diminution de fluidité (ou augmentation de viscosité) *commence-t-elle à se manifester* ? Les recherches de Mayer et de Rossi répondent : c'est *un peu* avant l'apparition de l'opalescence ou des flocons, donc *un peu* avant l'apparition des signes extérieurs de la coagulation, au moins tant qu'on ne travaille pas avec des solutions trop fortement altérées par l'addition de substances étrangères. Exemples : coagulation à 66°, diminution de fluidité à 64°, coagulation à 74°, diminution de fluidité à 70 et 72°, etc.

Enfin la question de savoir si les liquides examinés possèdent un *optimum* de fluidité à la température du corps des animaux, n'a pas été examinée directement ni par Mayer ni par Rossi. Toutefois, quand on parcourt les tableaux d'expérience des deux auteurs, on rencontre des indications difficilement compatibles avec la possibilité de l'existence d'un tel *optimum*. Ainsi, sous C,3 Mayer montre que la viscosité du plasma de cheval est sensiblement plus faible à 60° qu'à 40°.

Les expériences de Léo Errera et I. Starke.

Il y a déjà plusieurs années que le regretté Léo Errera avait commencé à s'intéresser aux questions indiquées plus haut. Dès le début, il avait reconnu toute l'importance physico-chimique et physiologique du sujet, ainsi qu'il résulte des manuscrits laissés par lui et confiés à nos études par Mme Léo Errera [1]. Ce fut d'abord un de ses amis, un physicien, qui fit pour lui les déterminations de la fluidité; malheureusement le liquide albuminoïde examiné se coagulait déjà vers 45°. Puis Errera commença lui-même les expériences en collaboration avec Clautriau. Les deux chercheurs se servaient dans leurs expériences d'un disque ou d'une aiguille aimantée plongée dans la liqueur albuminoïde et s'y mouvant. Les résultats n'étaient pas comparables entre eux. Aussi ils ne satisfaisaient pas Léo Errera, car, en 1901, il reprit les expériences en commun avec l'auteur du présent mémoire. Cette fois la méthode appliquée fut celle de Poiseuille, les résultats obtenus étaient bien nets et on verra qu'ils complètent ceux de Mayer et Rossi dans plusieurs directions.

a) Les expériences dont nous allons donner les détails, sont faites avec le blanc d'œuf, tandis que Mayer et Rossi avaient choisi le sang et ses dérivés.

b) Nous avons employé notre liquide albuminoïde aussi dans son état *physiologique*, *parfaitement normal*, sans y changer quelque chose par l'addition de corps étrangers. Par contre, Rossi se servait seulement du *sérum* de sang, c'est-à-dire du liquide récolté après que la coagulation du sang s'était effectuée ; ce liquide-là n'est pas identique au liquide sanguin normal ou *plasma*. D'autre part, si Mayer a employé le plasma sanguin, ce n'était qu'après l'avoir additionné, soit de fluorure de sodium, soit de sulfate de magnésium, soit de sulfate d'ammoniaque.

c) Dans les deux travaux de Mayer et Rossi, nous ne trouvons pas d'indications sur la fluidité entre 40° et 50°. Par contre, si nos propres expériences ne concernent pas toutes les températures entre 40° et 50°, elles en comptent au moins un nombre suffisant pour affirmer qu'il n'y a pas là de lacune.

---

(1) C'est grâce au bienveillant concours de Mme Léo Errera, qui a mis à notre disposition tous les cahiers de laboratoire de son mari, que nous pouvons publier le présent mémoire. Nous le constatons avec l'expression de notre profonde reconnaissance.

Aussi, sans vouloir diminuer les mérites remarquables des travaux de Mayer et Rossi, nous croyons la publication de nos propres résultats suffisamment justifiée. Nous avons à ajouter encore, qu'après la mort de Léo Errera, celui qui a eu l'honneur d'être son dernier collaborateur dans cette question porte seul la responsabilité scientifique de la publication.

Technique.

Principe de la méthode. — On détermine, à des températures diverses, le temps dont les liquides albuminoïdes ont besoin pour s'écouler entre deux marques d'un tube capillaire. Toutes autres conditions égales, le temps augmente avec l'augmentation de la *viscosité* du liquide, ou, pour introduire le terme *fluidité*, il diminue au fur et à mesure que la *fluidité* augmente.

Pratiquement, nous nous sommes servis de l'appareil d'Ostwald (*Hand- und Hilfsbuch zur Ausführung physikalisch-chemischer Messungen*, p. 195). Cet appareil permet de faire les expériences dans le bain-marie, de façon qu'avec la même solution albuminoïde on peut faire toute une série de déterminations. Chaque détermination s'accomplit à la température voulue, à laquelle chaque fois le tout peut être porté facilement. Les temps d'écoulement sont fixés par le chronomètre.

Matériel des investigations. — Les liquides albuminoïdes examinés étaient soit des solutions diluées de l'albumine du blanc d'œuf, soit le blanc d'œuf frais, tel quel, seulement découpé avec des ciseaux, exprimé à travers un linge et filtré, par conséquent à l'état naturel, renfermant l'albumine et la globuline dans leur milieu physiologique.

Quant aux solutions étendues, nous les obtenions en diluant le blanc d'œuf naturel avec de l'eau distillée et en filtrant pour ôter la globuline précipitée à la suite de la dilution. Ces solutions contenaient donc seulement de l'albumine, peut-être de l'ovomucoïde et quelques cristalloïdes (sucre, sel) en très faibles proportions.

Les solutions étendues étaient soumises à l'expérience, soit telles quelles, soit additionnées d'un peu de chlorure de calcium, ou d'un peu d'acide acétique.

Malgré toutes ces variations, nos solutions albuminoïdes deviennent opalescentes vers + 57° à + 60°, pour se coaguler à une température plus élevée [blanc d'œuf naturel, solution étendue d'albumine additionnée de chlorure de calcium ou d'acide acétique]. La solution d'albumine simplement étendue avec H_2O devint opalescente, sans se coaguler ensuite.

Résultats.

A. Blanc d'œuf, dilué dans dix fois son volume d'eau distillée. Par filtration, on enlève la globuline précipitée. Dans le liquide filtré restent surtout l'albumine et les cristalloïdes du blanc d'œuf. On introduit 10 centimètres cubes dans le tube capillaire n° 1.

Température —	Temps d'écoulement. —	
32°3	1'42"8	Observateur I
32°2	1'42"	» II
37°3	1'32"	» I
37°1	1'32"	» II
40°8 à 41°1	1'20"6	» I
41°3	1'26"4	» II
48°6	1'19"4	» I
48°5	1'19"8	» I
48°7	1'17"	» I
49°5	1'18"	» I
49°5	1'14"4	» II
49°5	1'14"6	» II
53°8	1'8"8	» I
54°1 à 53°9	1'8"8	» I
54°8	1'9"4	» I
58°6-58°7	1'4"4	» I
57°9	1'5"6	» I (bulle adhérente a l'ampoule de l'appareil).

B. Liquide albuminoïde, formé du blanc d'œuf dilué dans huit volumes d'eau distillée, agité et filtré, additionné d'une quantité de Cl_2Ca suffisante pour produire la coagulation par la chaleur. 10 centimètres cubes dans le tube capillaire n° 1.

Température.	Temps d'écoulement.	
33°5	1'42"6	Observateur I
33°4	1'41"	» II
42°5	1'26"	» I
42°4	1'26"	» II
45°8	1'21"4	» I
46°	1'25"4	» I
46°	1'22"6	» II
46°1	1'20"4	» I
46°2 à 46°	1'20"8	» II
50°	1'17"6	» I
50°	1'16"8	» ×
50°2	1'15"6	» II
55°4	1'11"4	» I
55°2	1'17"2	» I
55°2-54°8	1'10"6	» I
55°	1'10"8	» II
57°6-57°4	1'7"6	» II
57°5	1'8"8	» II

La solution commence à devenir opalescente.

On élève la température à 59°8. L'opalescence devient très forte.

59°6-59°4 1'22"6 Observateur I (Cette lenteur est certaine.)

Température.	Temps d'écoulement.		
59°4-59°2	1'7"4	Observateur II	
50°1-59°	1'6"4	» I	La solution est absolument blanche, presque opaque.
58°8	1'6"6	» I	
60°7	1'7"4	» I	
60°4	1'8"4	» II	

C. Blanc d'œuf dilué avec huit volumes d'eau distillée, agité et filtré. Le liquide filtré est neutralisé exactement par une trace d'acide acétique. 10 centimètres cubes dans le tube capillaire n° 2.

Température.	Temps d'écoulement.		
23°3	2'3"	Observateur	I
23°3	2'4"	»	I
23°25	2'3"8	»	II
40°8	1'27"4	»	I
40°7	1'27"2	»	II
42°5	1'24"8	»	I
42°5	1'25"	»	I
48°3-48°4	1'17"	»	I
48°5	1'16"8	»	I
51°4-51°2	1'14"	»	I
51°1	1'14"	»	II
54°3	1'10"2	»	I
54°2	1'10"4	»	II
56°4	1'8"6	»	I

Jusqu'ici le liquide a été encore parfaitement clair. On élève la température jusqu'à 57°. L'opalescence commence et s'accentue rapidement, quoique la température se maintienne entre 56° et 57°.

D. Blanc d'œuf naturel, frais, exprimé à travers un linge et filtré en chambre humide. Liquide clair et jaunâtre, 10 centimètres cubes dans le tube capillaire n° 1.

Température.	Temps d'écoulement.		
38°5	2'39"4	Observateur	I
38°4	2'39"	»	II
45°6	2'17"6	»	I
45°7	2'17"2	»	II
47°8 à 47°6	2'11"	»	I
50°2	2'6"4	»	I
50°	2'6"6	»	II

A cause d'une petite bulle d'air flottant à la surface du liquide, on laisse refroidir lentement à 38°.

Température.	Temps d'écoulement.		
—	—		
38°	2′36″4	Observateur	I
51°2	2′3″6	»	I
51°2	2′3″	»	I
54°	1′57″2	»	I
56°5	1′52″6	»	I
57°9	1′51″	»	I
57°6	1′51″4	»	I
58°8	1′53″	»	I
58°5	1′54″4	»	I

A 59°5 opalescence légère qui augmente peu à peu, bien que nous n'augmentions pas la température.

Conclusions.

1° En ce qui concerne la question de savoir s'il y a un *optimum* de fluidité des liquides albumineux, à la température du corps des animaux à sang chaud, nos expériences donnent une réponse franchement *négative*. Nos tableaux n'en montrent pas la moindre indication. Et comme l'expérience faite avec le blanc d'œuf à composition parfaitement physiologique [sans dilution, sans addition de corps étrangers, sans possibilité d'évaporation puisque nous l'avions filtré en chambre humide] rend impossible l'objection que l'influence de facteurs artificiels serait mise en jeu, d'autre part comme cette expérience non plus ne trahissait rien d'un tel *optimum*, nous sommes forcés de conclure qu'en effet *les solutions albuminoïdes physiologiques ne montrent aucun optimum de fluidité à la température du corps de l'animal.*

2° Quant aux rapports entre la coagulation par la chaleur des liquides albuminoïdes et la fluidité, l'examen de nos expériences nous montre une certaine différence selon qu'il s'agit du blanc d'œuf naturel ou de ses solutions diluées par l'eau distillée.

Chez les dernières, nous voyons la fluidité augmenter au fur et à mesure que la température s'élève jusqu'à ce que l'opalescence nous avertisse du commencement de la coagulation. Par contre, le blanc d'œuf naturel se comporte comme le plasma sanguin chez Mayer et comme le sérum du sang chez Rossi : la fluidité augmente bien aussi et toujours jusqu'à + 57°9, mais quoique l'opalescence ne commence qu'à + 59°5, la fluidité montre une très manifeste diminution vers + 58°5 à + 58°8.

Quelle est la raison de cette différence ?

Les mêmes observateurs ont exécuté les expériences avec le même appareil, toujours de la même façon. Il est vrai qu'une fois on a ajouté un tout petit peu de Cl_2Ca, une trace d'acide acétique l'autre fois; cependant dans les deux cas la fluidité continua à augmenter jusqu'à l'apparition de l'opalescence.

Il ne nous reste donc qu'à invoquer *la différence de concentration en substance albuminoïde*. En effet, si le blanc d'œuf naturel doit être évalué à environ 12 °/₀ de substance albuminoïde, d'après tout ce que nous savons de sa composition quantitative, nos solutions étendues n'en pouvaient contenir qu'environ 1.2 à 1.5 °/₀, car nous avions dilué avec dix à huit volumes d'eau.

Quand nous travaillions avec des liquides albuminoïdes de concentration faible, nous n'observions rien de particulier avant l'apparition de l'opalescence. Par contre, quand nous examinions un liquide albumineux de concentration forte, nous avions le même résultat que Mayer et Rossi : sous la forme d'un changement de fluidité, l'avertissement de ce que nous approchions de l'apparition de l'opalescence.

Il est fort propable que justement les substances albuminoïdes elles-mêmes sont la raison du phénomène découvert par Mayer et confirmé par Rossi et par nous (blanc d'œuf naturel). Aussi la seule explication naturelle de la différence indiquée par nos essais reste la suivante : quand la solution albuminoïde est trop peu concentrée, le phénomène délicat échappe facilement à l'observateur.

Nous disons donc : *Pour ce qui est de la coagulation par la cha-*

leur des liquides albumineux, nous nous rallions à l'opinion de Mayer et Rossi : pourvu qu'on ne travaille pas avec des solutions trop faibles de substance albuminoïde, on observe déjà avant l'apparition du premier symptôme extérieur de la coagulation, des variations internes, se traduisant par une diminution de fluidité qui, jusque-là, avait augmenté au fur et à mesure que la température de la solution montait.

N'oublions point d'ajouter qu'aussi chez nous l'indicateur physico-chimique, la fluidité, ne nous avertit que quelques degrés avant l'apparition de l'opalescence même.

ESSAI
DE
GÉOGRAPHIE BOTANIQUE
DES
DISTRICTS LITTORAUX ET ALLUVIAUX DE LA BELGIQUE

par **JEAN MASSART** (¹)

AVANT-PROPOS

Un travail de géographie botanique, si modestes que soient ses tendances, ne peut plus se contenter de donner une énumération des plantes rencontrées dans une contrée déterminée en indiquant tout au plus dans quel genre de stations se rencontre chaque espèce. La liste qui représente l'inventaire de la flore n'est plus considérée que comme une première étape dans l'étude géobotanique; celle-ci ne sera complète que lorsqu'on aura réussi à définir les adaptations spéciales des plantes aux multiples conditions de milieu qui règlent la vie végétale dans la contrée étudiée. Ce n'est pas encore tout : connaissant les divers groupements de végé-

---

(¹) Ce travail paraît aussi dans le tome XLIII du *Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique.* Le texte est imprimé intégralement, mais le nombre des cartes, des diagrammes et des planches phototypiques est beaucoup réduit dans ce *Bulletin.*

taux et les raisons pour lesquelles telles espèces, et non telles autres, se rencontrent ensemble dans les mêmes stations, il s'agit de rechercher d'où viennent ces espèces : si elles sont nées sur place, si elles ont immigré en partant de régions voisines, ou si elles sont le reliquat d'une époque géologique antérieure.

Certes, il est difficile, sinon impossible, de remplir entièrement un programme aussi vaste et qui dans certaines de ses parties est encore assez vague. Aussi le présent travail n'a-t-il pas pour objet d'élucider tous les divers problèmes qui surgissent, mais de montrer comment d'autres, mieux préparés et disposant de plus de temps, pourraient réussir à faire l'étude géobotanique des districts qui nous occupent.

Ce travail comprendra successivement les parties suivantes :

Un exposé succinct de ce qu'on sait quant au passé géographique et géologique des districts littoraux et alluviaux;

L'étude des conditions d'existence vis-à-vis desquelles les plantes doivent s'adapter, et des diverses associations d'espèces qui occupent le terrain;

La comparaison des districts littoraux et alluviaux avec les autres districts de la Belgique, et avec les districts littoraux et alluviaux des pays voisins;

Enfin, un exposé de nos recherches sur l'origine de la flore des dunes, des alluvions fluvio-marines et fluviales et des polders.

Au texte sont annexées des listes de plantes, des cartes, des diagrammes et des phototypies.

Les listes comprennent :

1° Une *liste géographique* indiquant les plantes qui ont été signalées dans les districts considérés, avec leur distribution géographique en Belgique et dans le reste de la Terre;

2° Une *liste des associations* végétales des districts littoraux et alluviaux;

3° Une *liste éthologique* renseignant les principales adaptations des plantes étudiées.

Ces listes ont une pagination spéciale. La liste géographique est paginée avec l'indice *g*. La liste des associations est paginée avec l'indice *a*. La liste éthologique est paginée avec l'indice *e*.

⁂

Je suis heureux d'adresser ici mes remercîments cordiaux à tous ceux qui n'ont aidé dans mon travail : M. Durand, directeur du Jardin botanique; M. Rutot, conservateur au Musée d'histoire naturelle; M. J. Vincent, météorologiste à l'Observatoire; M. Grégoire, directeur *ad interim* de l'Institut chimique et bactériologique de Gembloux, m'ont fourni de précieux renseignements bibliographiques. — M. Bouly de Lesdain, M. C. Bommer, M^me^ Rousseau, M^lle^ C. Destrée et les regrettés A. Mansion, G. Lochenies et Delogne ont déterminé pour moi des lichens, des Champignons et des Bryophytes. Enfin, je dois aussi beaucoup de reconnaissance à ma femme, qui m'a aidé à dresser le tableau climatologique général.

CHAPITRE PREMIER.

LE PASSÉ DES DISTRICTS LITTORAUX ET ALLUVIAUX.

Le littoral belge et la plaine basse parcourue par l'Escaut et ses affluents inférieurs n'ont que depuis peu de temps l'aspect et la configuration que nous leur connaissons.

ÉPOQUE MIOCÈNE.

Si nous remontons jusqu'au temps où nous avons pour la première fois des données un peu précises sur l'état de la basse

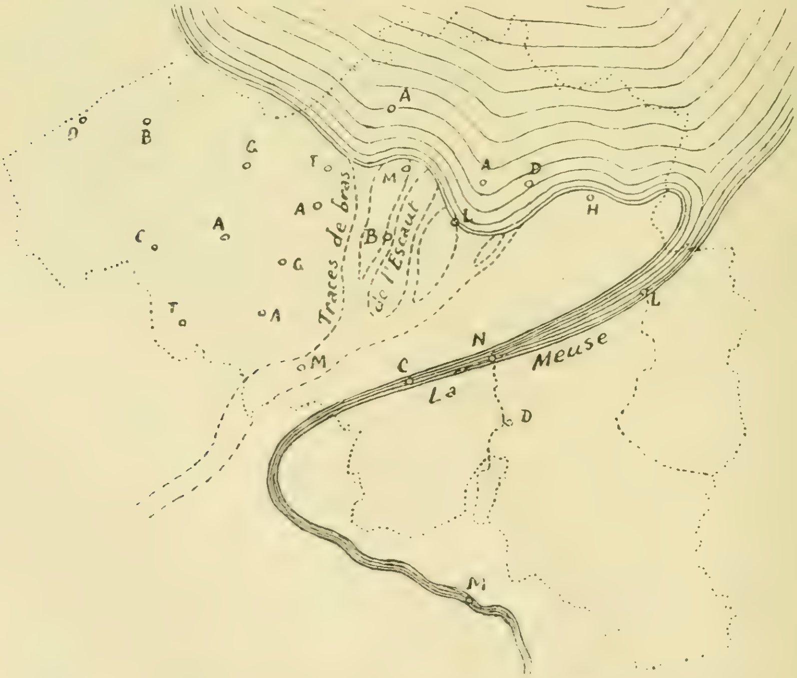

A
D
B
G
T
M
A
D
H
A
Traces de bras de l'Escaut
B
L
C
A
G
T
A
L
N
M
C
La Meuse
D
M

FIG. 1. — La Belgique à l'époque bolderienne, d'après M. RUTOT *(1897)*.

Belgique actuelle, c'est-à-dire à l'époque bolderienne (fin du Miocène), nous voyons que la mer du Nord n'avait pas les mêmes limites que maintenant.

Elle s'étendait au NE. de notre pays et n'avait pas de communication avec la Manche; la Grande-Bretagne n'était pas séparée du continent européen [1].

En ce temps, les districts étudiés (voir fig. 1) étaient presque entièrement continentaux; les rivières n'avaient pas encore leur

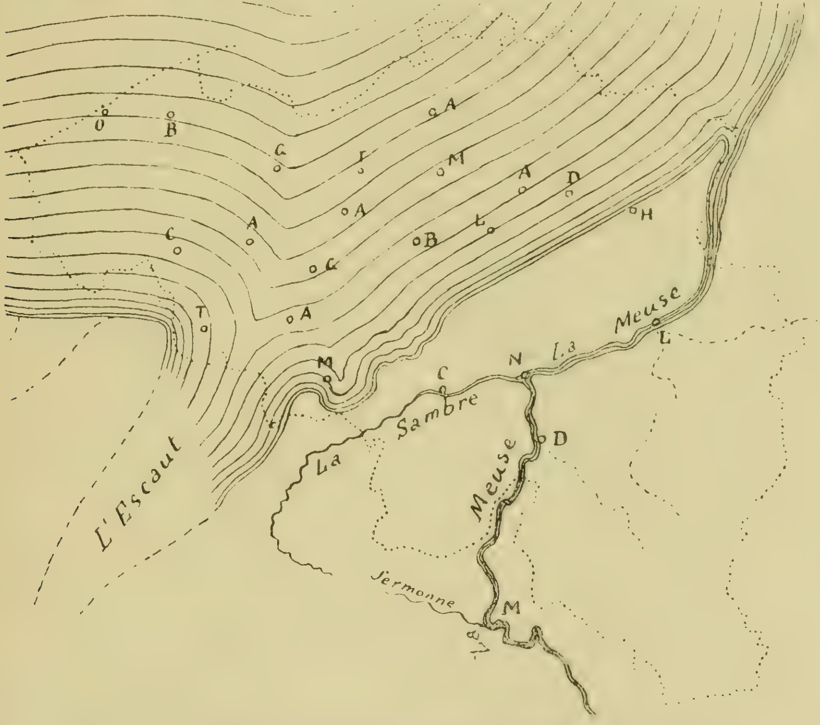


FIG. 2. — La Belgique pendant l'envahissement diestien maximum, d'après M. RUTOT *(1897)*.

---

[1] Presque tous les détails relatifs à la basse Belgique, aux époques miocène, pliocène et pléistocène, sont empruntés aux intéressantes publications de M. RUTOT (1897, 1897-1898, 1903, 1906).

cours actuel; l'Escaut, assez mal délimité, se partageait en plusieurs bras (ont-ils été occupés simultanément ou successivement par les eaux du fleuve?), qui coulaient vers le N. ou le NNE.

ÉPOQUE PLIOCÈNE.

A l'époque diestienne (voir fig. 2), toute la basse Belgique et une partie de la moyenne Belgique sont envahies par la mer.

Puis, le sol s'exhaussa, refoulant de plus en plus la mer diestienne vers le N. (voir fig. 3). L'Escaut se jetait dans un large golfe qui pénétrait au loin dans les terres jusque au delà de la

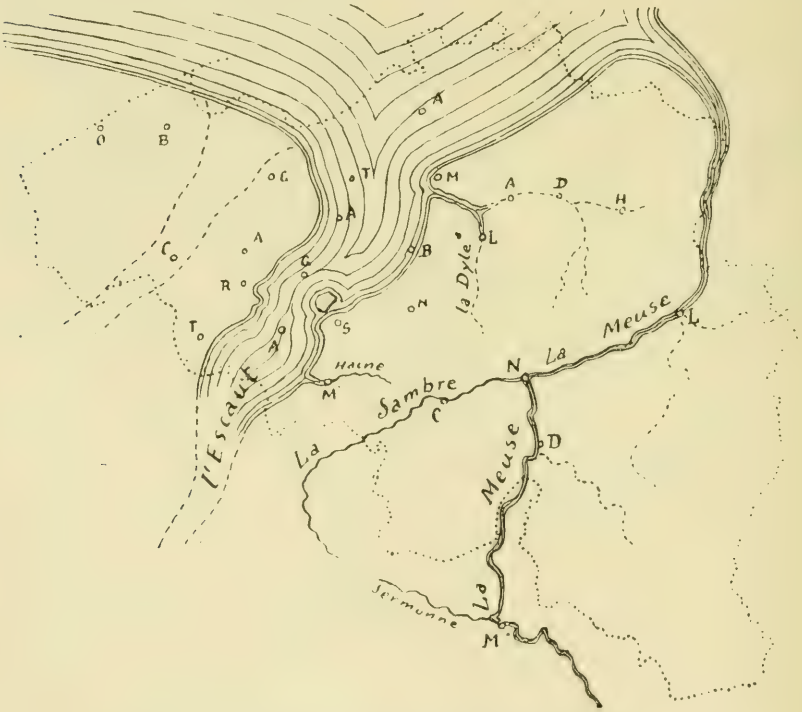

A
O
B
C
T
M
A
D
H
L
la Dyle
C
A
R
G
B
T
S
N
Haine
M
A
l'Escaut
La Sambre
C
N
La Meuse
L
D
La Meuse
Sermonne
M

FIG. 3. — La Belgique vers la fin de l'époque diestienne, d'après M. RUTOT *(1897)*.

frontière française. Sur le territoire mis à nu, des rivières creusèrent leur lit.

« Puisque depuis lors aucune mer ne s'est avancée aussi loin vers le Sud que la mer diestienne, les eaux douces ont toujours continué à s'écouler dans la même direction sur le territoire définitivement émergé, et cette persistance a amené le creusement des vallées de la moyenne et de la basse Belgique. Il en résulte donc ce premier point très important : *l'ébauche de la plupart des vallées de la moyenne et de la basse Belgique date de la fin de l'époque diestienne.* » (Rutot, 1906, p. 24.)

Comme la pente générale du terrain était à cette époque inclinée vers le NNE., les rivières ont dû naturellement prendre cette direction ; elles l'ont conservée à travers tout le Pleistocène et l'Holocène.

Il en résulte une curieuse discordance entre le cours actuel des rivières et la pente du terrain.

On pourrait dire que les rivières de la moyenne et de la basse Belgique coulent dans un lit « fossile ».

« Il n'est pas jusqu'aux toutes petites rivières de la région maritime, la Hames, la Hem, l'Aa (¹), l'Yser, la Waerdamme, etc., qui n'obéissent à la règle générale. Elles ne coulent pas, de leur origine à leur embouchure, en ligne droite, normalement à la côte, mais suivent, dans leur partie supérieure, un cours parallèle au littoral, avant de se diriger franchement vers la mer. — Il faut admettre que l'orientation commune de tous ces cours d'eau est bien, en effet, un héritage du passé... » (Cornet, 1903-1904, p. M 262.)

ÉPOQUE PLÉISTOCÈNE OU QUATERNAIRE.

Moséen. A la fin du Pliocène, c'est-à-dire pendant la Poederlien et le Scaldisien, la pente générale du terrain était SN. Tout au début du Pleistocène, un mouvement du sol amena l'immersion de l'extrémité NE. du pays et la création d'un large golfe dans lequel débouchait la Meuse.

(¹) Ces trois rivières sont en France. (Note de J. M.)

Pendant cette époque, appelée moséenne (fig. 4), l'Escaut coulait un peu à l'E. de sa position actuelle. A quelques kilomètres en amont de Gand, il se jetait dans une baie où débouchaient également la Lys, ainsi qu'un Rupel plus étendu que la rivière actuelle; ce Rupel ancien ne s'arrêtait pas à l'endroit où il se jette à présent dans l'Escaut, mais il continuait vers l'W., recevait la Dendre, et arrivait enfin à la mer. Quant à la Lys, elle avait à peu près la même direction qu'à présent. Peut-être détachait-elle un bras qui se dirigeait vers le NW. et qui allait confluer avec une autre rivière, venant du SW., des hauteurs de l'Artois.

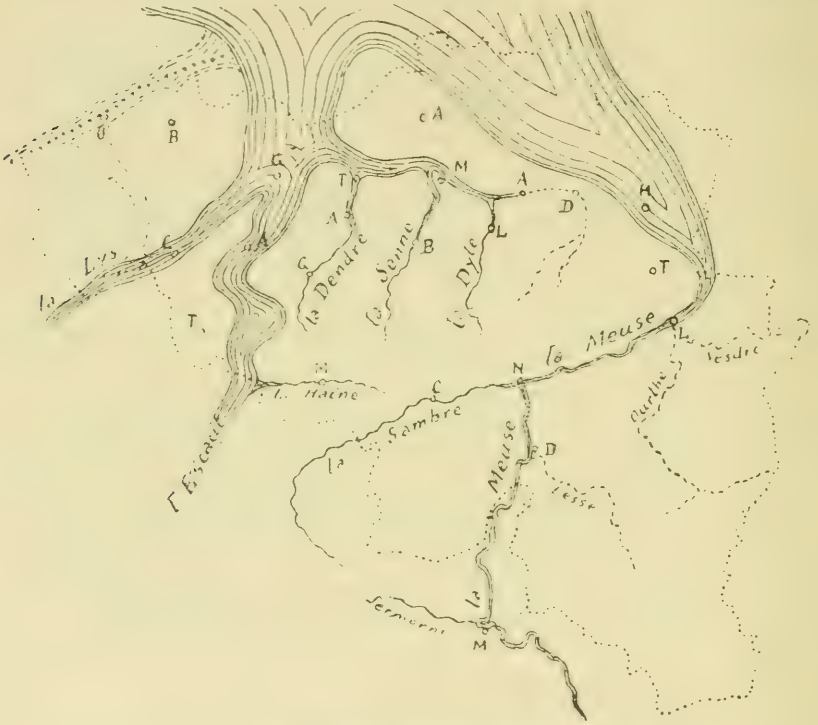

B
A
G
T
M
A
D
L
H
T
A
C
la Dendre
la Senne
B
la Dyle
la Lys
T
la Meuse
L
Vesdre
N
C
la Haine
la Sambre
l'Escaut
Ourthe
la Meuse
D
Lesse
M

FIG. 4. — La Belgique pendant l'époque moséenne, d'après M. RUTOT *(1897)*.

Campinien. Un soulèvement s'est effectué vers le SE. du pays, et la pente générale est maintenant SE-NW. Le nord des provinces d'Anvers et de Flandre orientale est émergé (fig. 5). Le Rupel n'a guère changé. L'Escaut s'est encore un peu déplacé vers l'W. et occupe son lit actuel jusqu'à Gand. Il conflue ici avec le Rupel et la Lys et débouche dans un golfe. La Lys s'anastomose avec le fleuve descendant des collines de l'Artois. Ce fleuve passait à peu près sur l'emplacement de notre côte actuelle.

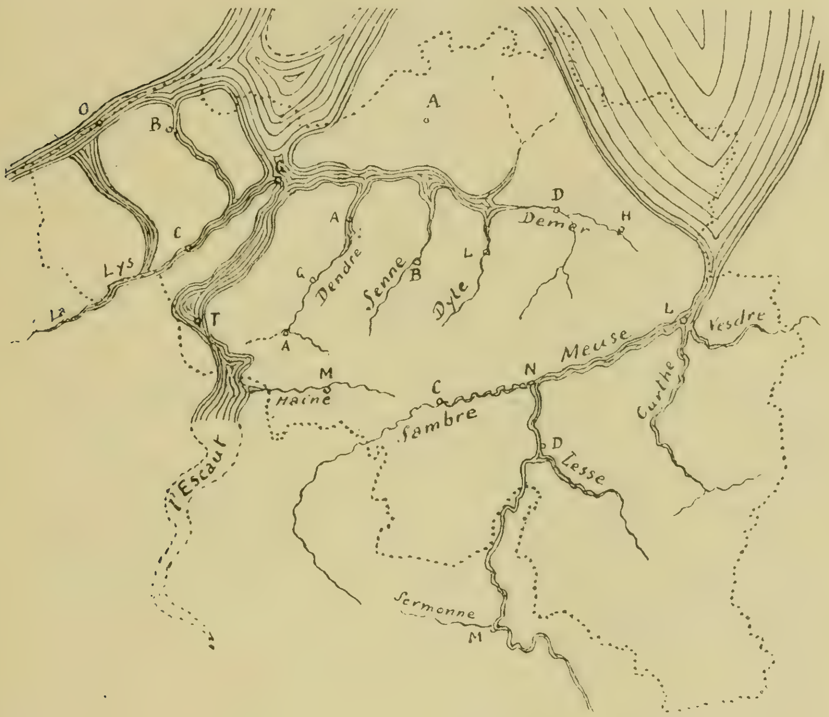

O
B
A
G
C
Lys
Lys
T
A
Dendre
G
Senne
B
Dyle
L
D
Demer
H
L
Vesdre
Meuse
N
A
M
Haine
C
Sambre
l'Escaut
Ourthe
D
Lesse
Sermonne
M

FIG. 5. — La Belgique vers la fin de l'époque campinienne, d'après M. RUTOT *(1897)*.

Pendant l'époque campinienne (vers sa fin?) un immense marécage se forma autour d'Anvers (fig. 6). Il contient des ossements des animaux de la faune du Mammouth. A Soignies, des tourbes semblables, remplies d'ossements de Mammouth et de *Rhinoceros tichorinus*, renferment en même temps des milliers d'Insectes, de coquilles et de débris végétaux. (Rutot, 1906, p. 31.)

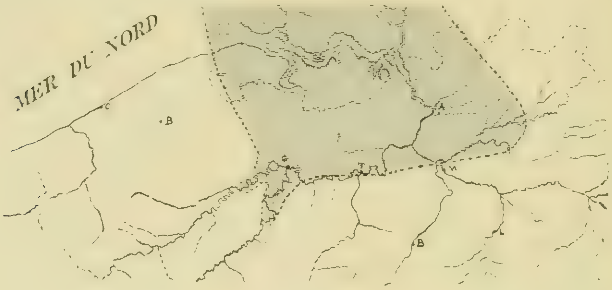


Fig. 6. — Le marécage campinien (dessiné sur une carte de la Belgique actuelle). Le dessin m'a été communiqué par M. Rutot.

L'époque moséenne, et surtout l'époque campinienne, sont caractérisées par l'énergique creusement que les vallées ont subi. Cette érosion tenait sans doute en grande partie à ce que les pentes du terrain étaient plus accusées et que les rivières étaient par conséquent plus rapides.

Hesbayen. Il est caractérisé par un affaissement notable de toute la Belgique; en même temps, l'inclinaison du sol disparaissait. Cette disposition horizontale, à peine ondulée, du pays, concordait avec l'arrivée de masses énormes d'eau. Un régime de crues intenses s'établit. Presque toute la Belgique fut envahie par les eaux (fig. 7); la haute Campine anversoise et limbourgeoise et les plateaux élevés de l'Ardenne restèrent seuls émergés.

L'eau qui se répandait à la surface du sol était sans doute apportée par la Meuse et provenait de la fonte des glaciers des Vosges et des Alpes. (Voir carte 7, hors texte.)

Il est probable que la grande inondation hesbayenne était due en partie à ce que les eaux venant de l'Europe centrale allaient buter contre le front de l'immense glacier scandinave, qui s'étendait jusqu'au milieu de la Hollande. (Rutot, *1906*, p. 33.)

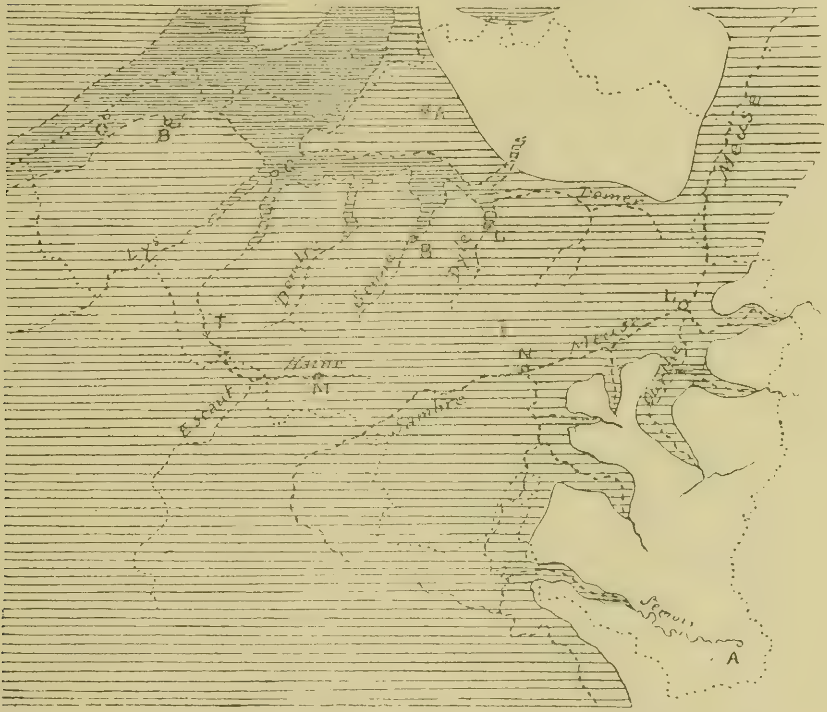


Fig. 7. — La Belgique pendant l'inondation hesbayenne, d'après M. Rutot.

Brabantien. Lorque les eaux hesbayennes se retirèrent, elles laissèrent sur le sol un limon gris, sur lequel se développa une végétation de tourbière. D'après M. Penck, le SE. de l'Europe était à cette époque couvert par un steppe, c'est-à-dire par une végétation laissant à nu des étendues plus ou moins grandes de terrain. La flore était sans doute la même chez nous, tout au moins dans les endroits trop secs pour que la végétation marécageuse pût y vivre. Lorsque le vent soufflait avec violence, il entamait le sol limoneux et soulevait des flots de poussières qui allaient s'abattre plus loin ; ainsi s'est constitué un terrain limoneux à grains très fins, homogène, non stratifié, qui est le brabantien, analogue au « löss » éolien des géologues allemands.

Flandrien. Après cette période d'émersion, il y eut un nouvel affaissement notable du sol, amenant la mer sur toute la basse Belgique, et jusque dans les larges vallées des rivières : les Nèthes et leurs affluents, le Démer et ses affluents, la Dyle, la Senne, la Dendre, l'Escaut, la Haine, la Lys (fig. 8). Çà et là une île s'élevait au sein de la mer flandrienne, notamment au S. et à l'WSW. de

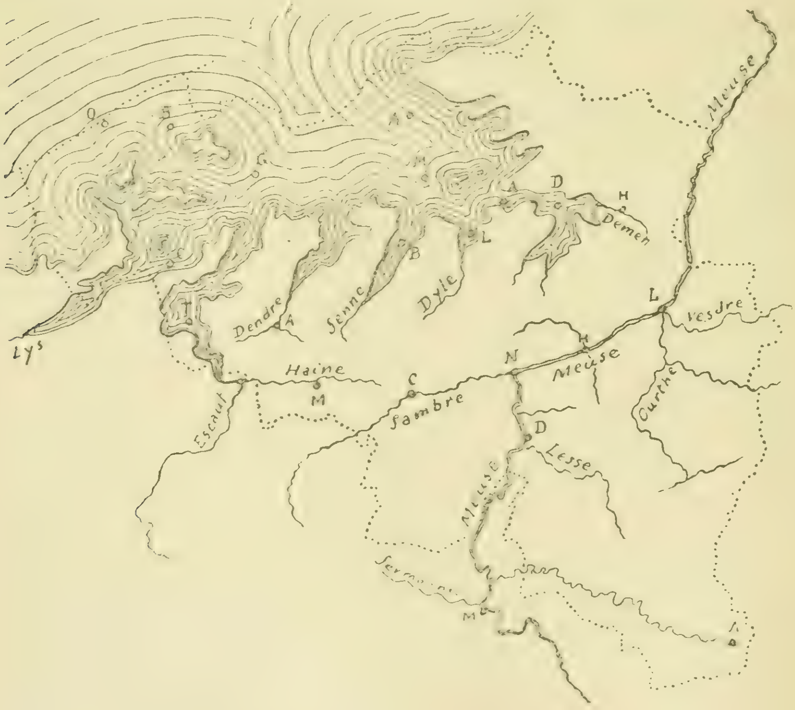

Meuse
D
H
Démer
A
L
B
Dyle
Senne
Dendre
A
Lys
Haine
M
Escaut
C
Sambre
N
Meuse
L
Vesdre
Ourthe
D
Lesse
Meuse
M

Fig. 8. — La Belgique au moment de l'extension maximum de la mer flandrienne, d'après M. Rutot.

Bruges, et à l'E. de Malines. Les dépôts hesbayens étaient donc recouverts par les eaux marines sur une grande étendue. Les vagues et les courants remanièrent naturellement le limon qui occupait le fond de la mer : l'argile fut en grande partie enlevée, surtout dans les endroits où la mer flandrienne séjourna le plus longtemps, et il ne resta donc que du sable.

On voit sur la carte (fig. 8) que le littoral de la mer flandrienne avait une tout autre position que le littoral actuel. La mer flandrienne se prolonge vers le SW., alors qu'aux époques précédentes (voir les fig. 1 à 7) ce territoire était continental. Des collines de l'Artois descendait un fleuve dans la vallée duquel la mer flandrienne pénétra également, si bien que peu à peu la crête de l'Artois fut rongée. Un autre fleuve, coulant en sens inverse, se dirigeait de la crête vers la Manche; le même phénomène d'érosion s'y produisit. Finalement la barrière crayeuse réunissant les collines de l'Artois aux hauteurs du comté de Kent fut démolie par les eaux qui l'attaquaient des deux côtés à la fois : le Pas-de-Calais était creusé, mettant en communication la Manche et la mer du Nord, et séparant la Grande-Bretagne du continent.

Mais les eaux de la mer flandrienne durent bientôt reculer devant un nouvel exhaussement du pays. Sur le sol mis à nu, les rivières reprirent en partie leur cours ancien : les vallées avaient été plus ou moins bien conservées sur le fond de la mer flandrienne, et les eaux fluviales retrouvèrent leur lit primitif. Il s'était pourtant produit une modification importante au N. de Gand. Deux barres sableuses s'étaient dressées en travers de l'ancien golfe de Gand, L'une à 2 ou 3 kilomètres seulement au N. de l'emplacement de la ville, l'autre s'étendant environ d'Eecloo à Selzaete. La première eut pour effet d'arrêter l'Escaut. Celui-ci ne put plus couler directement vers le N.; il s'infléchit vers l'E. et se logea dans la vallée par laquelle le Rupel débouchait jadis dans le golfe de Gand. Par de larges méandres, l'Escaut, refoulant le Rupel, atteignit Rupelmonde, le point de confluence actuel des deux rivières, et d'ici la masse des eaux se fraya un nouveau passage vers le N. (voir carte 1 [hors texte]) : le lit Rupelmonde-Anvers-Santvliet (frontière hollandaise) était enfin creusé. Par où le fleuve passait, en aval de Santvliet, nous le verrons plus loin (p. 188).

Que devenait pendant ce temps la Lys, l'autre grande rivière qui se jetait jadis dans le golfe de Gand? D'après M. RUTOT (*1897*, I, p. 60), cette rivière ne recreusa son ancien lit que jusqu'à Deynze; de là elle se dirigea vers le NW. Elle occupait ici le lit de la Vieille-Caele (voir carte I [hors texte]). Elle arriva ainsi au Moervaert, devant le plus septentrional des deux seuils qui obstruaient l'ancien golfe. Les eaux s'épanchèrent en un large lac, puis elles se créèrent une issue vers l'E. par la Durme actuelle. La carte I (hors texte) montre nettement quel aurait été ce trajet : il est jalonné sur toute sa longueur par des polders.

Plus tard, la rivière réussit à se creuser un cours des plus tortueux à travers les sables flandriens au NE. de Deynze : elle put ainsi rejoindre l'Escaut à Gand; à partir de ce moment, elle abandonna son ancien lit.

Cette manière de voir, qui avait déjà été défendue par M. VAN WERVEKE en 1892, paraît tout à fait plausible. Pourtant M. RUTOT (*1897*, I, p. 61) émet l'hypothèse qu'il faudrait plutôt voir dans la Vieille-Caele continuée par le Moervaert et la Durme, le lit ancien de la Mandel, qui est actuellement un affluent de la Lys.

Quelle que soit la vérité au sujet de ce dernier détail, un fait général se dégage de toutes les études faites sur le cours des anciennes rivières de la plaine flamande. Aussi bien les auteurs que nous venons de citer que M. VAN OVERLOOP et M. VERSTRAETE sont d'accord pour admettre que les rivières ont beaucoup modifié leur cours depuis le retrait de la mer flandrienne.

Ajoutons que la plupart des anciens lits de rivières sont occupés à présent par des polders; c'est précisément ce point qui nous intéresse plus particulièrement et qui nous a engagé à donner quelques indications sur les vicissitudes de ces rivières.

⁂

Climat des périodes pleistocènes. Avant de continuer cette étude et de rechercher quels changements se sont effectués dans la configuration de la côte et de la plaine alluviale pendant l'Holocène, revenons un instant en arrière et demandons-nous quel était le climat qui régnait sur la Belgique pendant les diverses périodes

TABLEAU

résumant la comparaison de la série glaciaire de M. PENCK *et des dépôts correspondants en Belgique, par M.* RUTOT.

GLACIAIRE DANS LE SE. DE L'EUROPE.		EN BELGIQUE.	
Époques.	Végétation.	Dépôts et végétation.	Époques.
Temps actuels. (Holocène.)	Forêts.	Forêts.	Temps actuels. (Holocène.)
		Grand développement des tourbières.	
Glaciation de Wurm.	Forêt. ? Toundra. Forêt? Toundra.	Sables, limons et argiles.	Flandrien.
3e interglaciaire.	Steppe.	Limon éolien.	Brabantien.
	Forêt.	Limon, gravier, tourbe.	Hesbayen.
Glaciation de Riss.	Toundra.	Limon.	
		Tourbières de la basse Belgique.	Campinien.
2e interglaciaire.	Steppe.	Sables, graviers.	
	Forêt.	Cailloutis.	Moséen.
Glaciation de Mindel.	Toundra.	Cailloutis, sables, glaise.	
1er interglaciaire.	Steppe? Toundra?	Cailloutis, sables, glaise.	Pliocène supérieur.
Glaciation de Guenz.	Toundra.	Sables, glaise.	

que nous avons parcourues jusqu'ici. Cette question se posera de nouveau lorsque nous essaierons de démêler les origines variées de la flore littorale et alluviale; qu'il nous suffise à présent de mettre sous les yeux du lecteur une réduction du tableau (voir p. 181), dressé par M. Rutot (*1906*), qui indique le synchronisme entre les périodes glaciaires et interglaciaires successives, admises par M. Penck, et les périodes pleistocènes de notre pays.

Époque holocène ou moderne.

Période des tourbières. Nous voici arrivés à l'aurore des temps historiques.

La mer a quitté le sol de la Flandre; celle-ci est sillonnée par des rivières qui sont sensiblement les mêmes que celles d'aujourd'hui. Le pays a une pente très faible; les eaux s'évacuent lentement et difficilement; de grands marais se forment au fur et à mesure du retrait de la mer flandrienne.

Sur la terre basse, gorgée d'eau, s'installe une végétation marécageuse, composée d'*Alnus glutinosa* (Aune), *Betula alba* (Bouleau) *Quercus pedunculata* (Chêne), *Pinus sylvestris*, *Myrica Gale*, *Scirpus lacustris*, *Sphagnum*, etc. Cette flore nous est assez bien connue; on la retrouve plus ou moins bien conservée dans les tourbières qui sont exploitées en divers points du littoral et de la plaine alluviale (voir phot. 139 à 141). Nous y reviendrons dans le chapitre relatif à l'origine de la flore littorale; pour le moment, faisons seulement remarquer que ces tourbières dépassent la plage actuelle, et qu'elles affleurent au fond de la mer du Nord; c'est de là que les tempêtes détachent d'énormes blocs de tourbe et les amènent sur la plage, surtout aux environs de Heyst et de Knocke (voir phot. 13).

Cette végétation n'était pas limitée à la bordure littorale. Elle couvrait également toute la Flandre, et on la retrouve sous les couches argileuses déposées par l'Escaut et ses affluents. La carte géologique de la Belgique renseigne la tourbe en de très nombreux points, sous les alluvions fluviales. Le 12 mars 1906, une brèche survenue dans la digue du Polder « Den Esch » (voir phot. 130, 131), entre Tamise et Thielrode, a provoqué un affouillement profond qui a mis à nu les couches de tourbe et qui en a même soulevé de gros blocs. J'ai pu reconnaître dans ceux-ci des troncs de Bouleau (*Betula alba*), d'Aune (*Alnus glutinosa*), de Chêne (*Quercus*). Les observations faites par M. Mourlon montrent que cette couche de tourbe occupe la même position stratigraphique que celle du littoral : entre le Flandrien et l'argile inférieure des polders.

Les restes des végétaux habitant les marécages de la Flandre avant l'époque historique et pendant l'occupation romaine ne nous ont été conservés que dans les endroits où ils étaient soustraits à l'oxydation par une couche imperméable d'argile. Tout nous fait supposer que le sol flandrien était partout couvert de marécages. Mais la culture a envahi de plus en plus complètement la surface des sables flandriens : les marais ont été drainés, les bruyères ont été défrichées; la végétation indigène ne s'est plus maintenue que dans un petit nombre d'endroits.

Nous reviendrons sur ce point dans le chapitre relatif à l'origine de la flore littorale.

Affaissement du littoral et dépôt de l'alluvion marine inférieure. La présence de ces tourbières sous-marines, dans lesquelles on reconnaît facilement les espèces citées plus haut, indique que la terre ferme a été plus étendue qu'elle ne l'est maintenant, et qu'au début de l'époque holocène les eaux de la mer s'étaient retirées au delà de la côte actuelle, laissant émergée une partie du fond de la mer du Nord ; sur ces terrains s'installa une flore marécageuse identique à celle des endroits qui sont encore aujourd'hui continentaux.

Après l'ère de soulèvement qui amena l'évacuation de la mer flandrienne, il y eut un nouvel affaissement du littoral belge. A quel moment commença-t-il ? Il serait impossible de le dire. Lorsque les légions de César arrivèrent dans le pays des Ménapiens et des Morins, c'est-à-dire dans ce qui est maintenant la plaine maritime, elles ne rencontrèrent que des bois et des marais. Il ne fut pas facile d'y poursuivre et d'y réduire à l'obéissance les Ménapiens et les Morins (¹). Le mouvement de recul de la terre ferme avait-il déjà débuté? Y avait-il des dunes le long de la plage? Certaines portions de la forêt marécageuse étaient-elles déjà inondées à marée haute? César n'en dit rien; seulement il ne faut pas oublier qu'il n'attachait aucune importance à des détails de géographie (²). Strabon nous a laissé quelques renseignements plus circonstanciés. « Les Ménapiens, dit-il, habitent de petites îles dans les marais. Ils avaient là, dans les pluies, des refuges assurés; mais en temps sec, on les y prenait aisément. » (Cité d'après BLANCHARD, pp. 143-144.)

Peut-être la lente immersion de la côte sous les flots de la mer avait-elle déjà commencé à l'époque de César; mais elle n'avait certainement atteint que la bordure extrême du continent, située en dehors de la côte actuelle : en effet, dans les couches superficielles de la tourbe, on a trouvé en beaucoup d'endroits des monnaies datant des trois premiers siècles de notre ère, jusqu'à Constantin (mort en 337). Vers l'an 400, Marck (près de Calais) n'était pas encore inondé. M. BLANCHARD, à qui j'emprunte ces détails (p. 143), ajoute : « C'est l'époque où les peuples germaniques envahissent la Flandre et s'y établissent; or, ils n'ont pas laissé trace de leur présence sur la tourbe, ce qui donne à croire qu'ils ont trouvé la plaine inondée. L'invasion marine se serait donc avancée sur les plaines au cours des premières années du Vᵉ siècle, en même temps que l'invasion germanique prenait possession des vallées de la Lys et de l'Escaut; le désarroi était complet, et l'on s'explique que personne n'en ait parlé ».

Ce qui prouve encore mieux que la mer n'avait pas atteint notre plage actuelle pendant l'époque romaine, c'est la découverte d'éta-

---

(¹) Voici les citations, d'après BLANCHARD, p. 143. *Continentes silvas ac paludes habebant.* (DE BELLO GALLICO, III, cap. XXVIII, 2.) *Perpetuis paludibus silvisque muniti.* (IBID., VI, cap. V, 4.) *In sylvas paludesque confugiunt.* (IBID.)

(²) Il a, par exemple, décrit d'une façon si imparfaite l'emplacement de *Portus Itius,* où il s'est embarqué pour l'Angleterre, que les géographes n'ont pas encore réussi à déterminer avec certitude la situation de ce point.

blissements gallo-romains au delà de la ligne des dunes qui bordent maintenant le rivage. M. Rutot (*1903*, p. 5 du tiré à part) a reconnu, à marée basse, entre Middelkerke et Ostende, « l'emplacement d'une large station préromaine, à laquelle avait succédé une station belgo-romaine, qui furent recouvertes par l'alluvion marine ».

Non loin de là, presque en face des feux de Raversyde, le même infatigable chercheur a découvert, à l'extrême limite de la marée basse, « les restes d'un village du haut moyen âge. On y reconnaît des chemins ou des rues, des alignements de pilotis... » (Rutot, *1903*, p. 12 du tiré à part).

En face de Mariakerke-village, il y a également des traces de l'occupation humaine. (Rutot, *1903*, p. 13 du tiré à part.)

Ces quelques indications suffiront à montrer que l'inondation ne s'est pas opérée partout en même temps. Il faut d'ailleurs bien se rendre compte de ce que pendant cette période d'affaissement, le rivage de Belgique n'avait pas l'allure rectiligne qu'il affecte à présent. Le sol de la Flandre, c'est-à-dire le fond de la ci-devant mer flandrienne, n'était pas strictement horizontal ; il avait sans doute, dans les régions maintenant immergées, la même configuration, un peu bosselée, que dans les parties continentales. Or, il est évident que la mer entrait plus profondément dans les creux du terrain, tandis que des endroits en relief formaient le long de la côte des caps et des presqu'îles.

L'inondation ne se poursuivait pas d'une manière continue et progressive ; divers indices montrent qu'elle procédait par à-coups, qui correspondaient sans doute à des tempêtes survenant lors des équinoxes. Il arriva, par exemple, que des marécages, où la mer avait fait irruption, furent plus tard abandonnés par les eaux salées et qu'une nouvelle végétation d'eau douce s'y installa, jusqu'au moment où la mer prit définitivement possession du terrain. C'est ainsi qu'on s'explique la présence de couches de sable plus ou moins argileux intercalées dans la couche de tourbe. M. Debray a également signalé des phénomènes du même genre, dans la plaine littorale de la Flandre française, notamment à Bois-en-Ardres.

Partout où la mer atteignait le marécage boisé, elle tuait la végétation : les arbres, les herbes, les Mousses, incapables de supporter le contact de l'eau salée, mouraient et se transformaient en tourbe.

Mais la mer amenait de nouveaux sédiments. Les dépôts consistent généralement, vers l'Est, « en une infinité de fines alternances de sable gris, fin, et d'argile sableuse..... Vers l'Ouest, l'argile disparaît plus ou moins et l'alluvion marine se compose principalement de sable fin, meuble, blanc jaunâtre, rempli de coquilles marines ». (Rutot, *1903*, pp. 4, 5 du tiré à part.)

Argile inférieure des polders. Sur la couche de débris provenant des plantes tuées par l'eau salée, ne se déposèrent pas seulement les sables amenés lors des tempêtes. Les multiples rivières qui se jetaient dans la mer du Nord, étalaient leurs eaux à marée haute à la surface des terrains progressivement envahis et y abandonnaient leurs sédiments les plus fins, les seuls que la lenteur de leurs cours leur permettait de tenir en suspension. Ces sédiments argileux constituent l'argile inférieure des polders.

Il y avait donc le long du rivage une bande de pays, large d'une vingtaine de kilomètres, qui était deux fois par jour inondée par la marée haute. Il n'y a plus en Belgique de région où l'on puisse se rendre compte de l'aspect que devait avoir cette vaste plaine. Elle présentait sans doute, sur une très grande échelle, l'apparence des schorres et des slikkes actuelles, c'est-à-dire des quelques points où le dépôt d'argile fluvio-marine s'opère encore sous nos yeux (voir p. 202). Les alluvions vaseuses des wadden de la Frise, donnent une idée de ce qu'était le district littoral de la Belgique pendant les premiers siècles du moyen âge.

L'abaissement du niveau de la terre par rapport à celui de la mer du Nord n'affectait pas uniquement le littoral. Au fur et à mesure que la côte s'enfonçait sous les flots, les rivières sortaient de leur lit dans la portion inférieure de leur cours, et les marées remontaient de plus en plus haut, arrêtant la descente des eaux vers la mer. Deux fois par jour, une large nappe s'épanouissait sur les terres basses bordant l'Yser, l'Escaut, le Rupel et ses affluents, la Dendre, la Lys.... et déposaient par-dessus les végétaux asphyxiés et transformés en tourbe, des couches d'alluvions argileuses ou limoneuses.

Il est facile de définir jusqu'où s'étendirent les inondations poldériennes : l'argile qu'elles ont abandonné indique exactement quelles étaient leurs limites.

Cà et là une île surgissait du sein de la nappe d'eau saumâtre. La carte géologique de la Belgique au 40,000e (planchette de Nieuport-Leke) en indique une au SE. d'Ostende, à Zevecote. On sait aussi qu'il y en avait une autre qui est maintenant enclavée dans les dunes littorales, à cheval sur la frontière française. Sur cette dernière, les habitants de la région voisine se rendaient anciennement pour manger des Mollusques (*Cardium edule*), qui étaient sans doute abondants dans la vase; les valves dépareillées de leurs coquilles forment un kjökkenmödding où l'on a retrouvé beaucoup d'objets de l'industrie humaine : poteries, armes, bijoux, médailles, etc., montrant que cette éminence était déjà fréquentée à l'époque de la pierre polie et qu'elle le fut jusqu'au VIe siècle.

Les hommes, séduits par la fertilité de l'argile déposée par les eaux fluvio-marines, y amenèrent bientôt leurs troupeaux. Pour se garantir des inondations lors des fortes marées, ils élevèrent des monticules dépassant de plusieurs mètres les hautes eaux. Ces monticules sont fréquents en Zélande et en Frise; ils portent le nom de terp (pl. terpen). Ils reposent en général directement sur la tourbe (voir BEEKMAN, p. 39). Un campement du même genre a été découvert à Vlisseghem par M. RUTOT (*1903*, p. 8 du tiré à part.)

Il est fort intéressant d'examiner les cartes qui ont été dressées pour donner une idée de la géographie de notre plaine maritime et alluviale pendant le moyen âge. Elles ne visent évidemment pas à une grande exactitude, puisque les documents graphiques font défaut; mais toutes sont d'accord pour montrer que les limites de la terre ferme, de la région inondée à marée haute, et des eaux, étaient très différentes de ce qu'elles sont maintenant.

La figure 9, empruntée à DE HOON, montre que la terre s'étendait au delà de la côte actuelle. Vers l'endroit où se trouve maintenant le Hont, le bras de mer par lequel l'Escaut débouche dans la mer du Nord, existaient il y a un millier d'années la presqu'île de Wulpen et l'île de Schooneveld, qui ont complètement disparu.

Le Hont n'existait pas, ou tout au moins il n'avait pas encore une grande largeur. Du temps de César, l'Escaut, au sortir de ce qui est maintenant la Belgique, coulait directement vers le Nord, et allait confondre ses eaux avec celles de la Meuse. Plus tard, cette communication s'obstrua en partie et l'Escaut se fraya un passage vers le NW., entre les îles de Tholen et de Zuid-Beveland. Plus tard encore, le Hont se creusa et les eaux du fleuve se déversèrent par ce nouveau chenal.

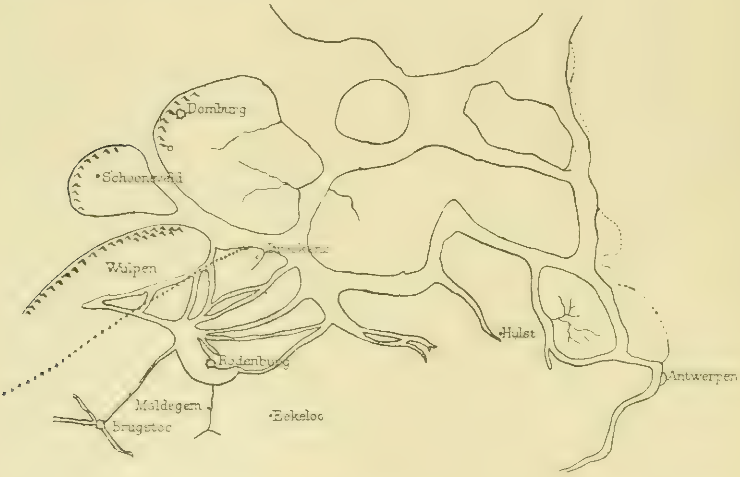


Fig. 9. — L'embouchure de l'Escaut au X^e^ siècle, d'après De Hoon.

Actuellement, les eaux de l'Escaut ne sont que rarement saumâtres à Anvers; elles ne sont franchement salées à chaque marée haute qu'au voisinage de Lillo. Or, les cartes géologiques montrent que de l'argile poldérienne, semblable à celle du littoral, se trouve bien plus haut qu'Anvers, jusqu'aux embouchures du Rupel et de la Durme. Il faut donc bien admettre qu'anciennement les eaux salées remontaient plus haut qu'à l'époque présente. Le chenal par lequel l'Escaut se jetait dans la Meuse, puis celui qui se dirigeait vers le NW., étaient probablement plus larges que le Hont. D'ailleurs le Hont, lui aussi, était jadis beaucoup plus large, avant que les endiguements successifs ne lui eussent enlevé toutes les alluvions latérales que ses eaux pouvaient occuper à marée haute (voir la fig. 10 qui est une reproduction sommaire de la carte donnée par KUMMER). La masse d'eau qui pénétrait par le Hont

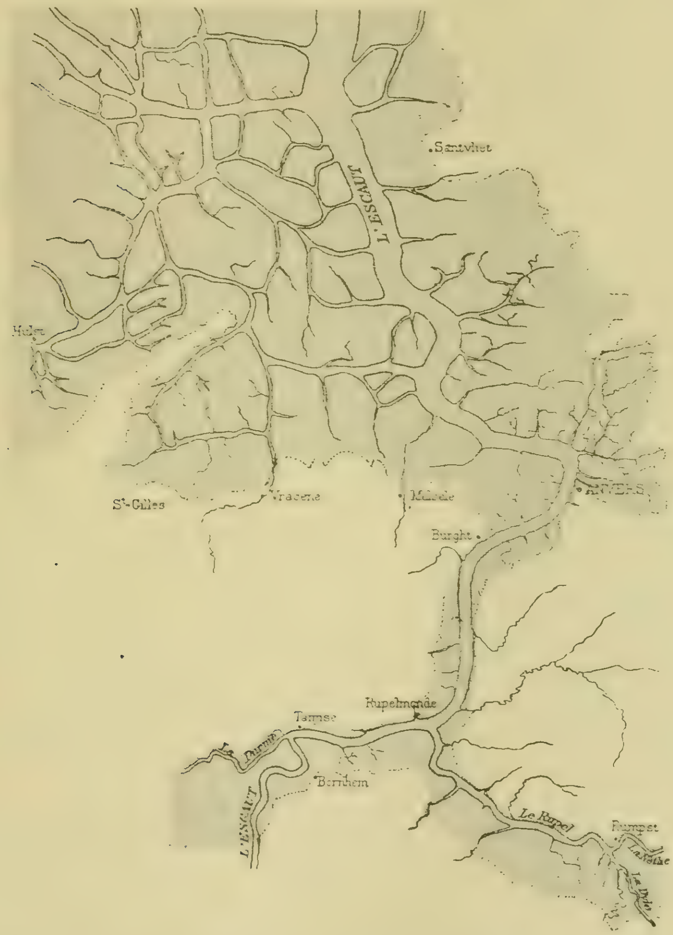

Santvliet
L'ESCAUT
Hulst
St-Gilles
Vracene
Melsele
ANVERS
Burght
Rupelmonde
Tamise
La Durme
Bornhem
L'ESCAUT
Le Rupel
Rumpst
La Nèthe
La Dyle

FIG. 10. — Les alluvions du Bas-Escaut (en Belgique) et de ses affluents, d'après KUMMER.

ancien, était certes bien supérieure à celle qui peut encore se glisser dans l'étroit goulet laissé entre les deux lignes de digues.

Construction de digues. Au fur et à mesure que des sédiments argileux rehaussaient le sol inondé, celui-ci était de moins en moins recouvert par les marées ordinaires; bientôt on put songer à le soustraire définitivement aux incursions de la mer, pour en faire un polder et le livrer à la culture.

Des digues furent construites, d'abord assez près de la limite extrême des alluvions poldériennes, puis de plus en plus loin vers la mer. Entre deux endiguements successifs, le sol continuait à s'exhausser sur la partie encore soumise au flot, de telle façon que les polders les plus anciens sont aussi les moins élevés. En même temps que des endiguements étaient opérés sur le littoral, on construisait aussi des barrières analogues le long de l'Escaut et de ses affluents inférieurs, tant dans la partie où l'eau est salée que dans celle où la marée faisait encore refluer les courants, mais où n'arrivaient pourtant plus les eaux marines.

On n'a pas de données précises sur l'époque des plus anciens endiguements, ni sur leurs auteurs. On admet assez généralement que les Normands furent les premiers constructeurs des digues et que celles-ci ont été élevées pendant le IX^e^ siècle. Ce serait donc entre le V^e^ et le IX^e^ siècle que se serait déposée en majeure partie l'argile inférieure des polders.

En même temps que des digues artificielles étaient dressées pour défendre les terres nouvellement conquises, une barrière de dunes de plus en plus épaisses et hautes s'établissait le long du rivage. Au XI^e^ siècle, les dunes occupaient déjà sensiblement leur position actuelle : les noms de Dunkerque, Oostduinkerke, Abbaye des Dunes, en font foi. (Voir BLANCHARD, p. 160.)

Dès que la vaste plaine d'argile poldérienne fut suffisamment abritée par les dunes et par les digues, les populations voisines s'y installèrent et y fondèrent de nombreux villages. Alors que les agglomérations de la Flandre sablonneuse, beaucoup plus anciennes, portent généralement des noms avec désinence *-hem*, *-zele*, etc., les villages nouveaux, établis par un peuple chrétien

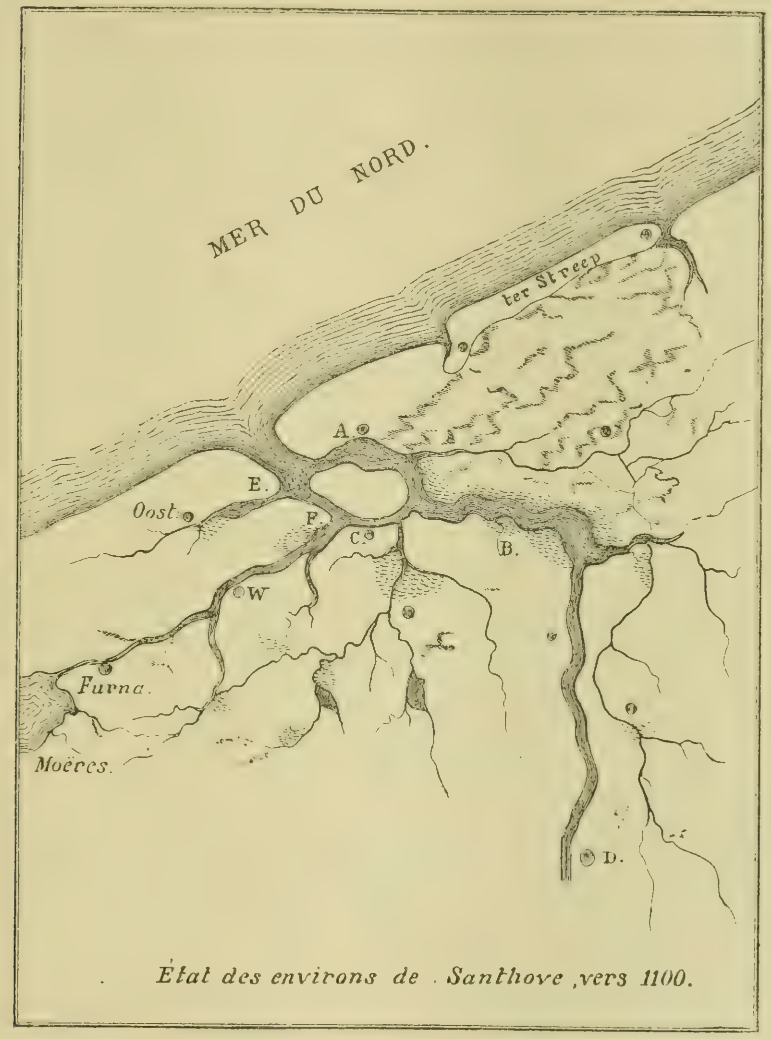

MER DU NORD.
ter Streep
A.
E.
Oost.
F.
C.
B.
W
Furna.
Moëres.
D.
État des environs de Santhove, vers 1100.

Fig. 11. — L'embouchure de l'Yser, d'après M. Meynne (*1876*, I.)

A. Lombartzyde. — *B.* Crique de Nieuwendamme. — *C.* Santhove (actuellement Nieuport). — *D.* Dixmude. — *E.* Crique d'Oostduinkerke. — *F.* Crique, ou ancien canal, de Furnes. — *W.* Wulpen. — *Oost.* Oostduinkerke. — A l'Est et à l'Ouest de « ter Streep », Ostende et Westende.

autour des églises et des chapelles, ont souvent des noms dans lesquels on trouve les mots *kerke* (église) ou *capelle* (chapelle). M. Blanchard (p. 162) donne une carte de la répartition des communes dont le nom comprend les termes *kerke* ou *capelle*. M. Jonckheere donne une carte analogue.

La plupart des communes de la plaine poldérienne datent du XII^e et XIII^e siècle. Mais il ne faudrait pas croire que cette région avait déjà à ce moment son aspect actuel. Les anciennes criques qui sillonnaient les alluvions et par lesquelles s'opérait l'écoulement des rivières débouchant dans la plaine, n'étaient pas encore barrées ni envasées et les bateaux pouvaient arriver jusqu'aux ports de Bruges, par le Zwyn (voir fig. 9 et 13), — de Ghistelles et d'Oudenburg, par une crique débouchant à Ostende, — de Furnes et de Wulpen, par la crique qui devint plus tard le canal de Nieuport à Furnes (voir fig. 11).

L'endiguement de la plaine littorale était fort avancé, alors que les bords de l'Escaut et de ses affluents continuaient encore à être largement inondés à chaque marée. Il ne pouvait d'ailleurs pas en être autrement, puisque l'embouchure du fleuve venait de se déplacer. Les rives du Hont restèrent pendant fort longtemps un pays indécis, tour à tour reconquis par la mer et par les hommes (voir fig. 10).

Ruptures de digues. Dépôt du sable à Cardium et de l'argile supérieure des polders. L'affaissement du sol, qui avait permis l'inondation de la côte par les eaux poldériennes, continuait à s'effectuer. Pendant les XII^e, XIII^e, XIV^e et XV^e siècles, chaque violente tempête survenant lors des marées d'équinoxe, risquait de défoncer les digues et d'inonder une étendue plus ou moins considérable de polders.

C'étaient naturellement les points situés tout près de la mer qui étaient le plus exposés. Ainsi disparurent, pour toujours, des localités telles que Onze-Lieve-Vrouw-ter-Streep, au large d'Ostende, et Scarphout, au large de Blankenberghe, englouties en 1334.

« L'inondation de la Toussaint, en 1570, se fit sentir depuis Calais jusqu'au Jutland. On dit qu'à Anvers les dégâts occasionnés aux quais et aux marchandises furent estimés à 100,000 florins. La marée pénétra cette fois fort loin dans le Rupel, dans la Dyle et les Nèthes, et un nombre considérable de villages furent momentanément inondés. » (MEYNNE, *1876*, 2, p. 59.)

Il n'était pas rare non plus que les digues et les dunes fussent rompues et que la mer envahît brusquement les polders. C'est à une catastrophe de ce genre qu'est due la destruction du port

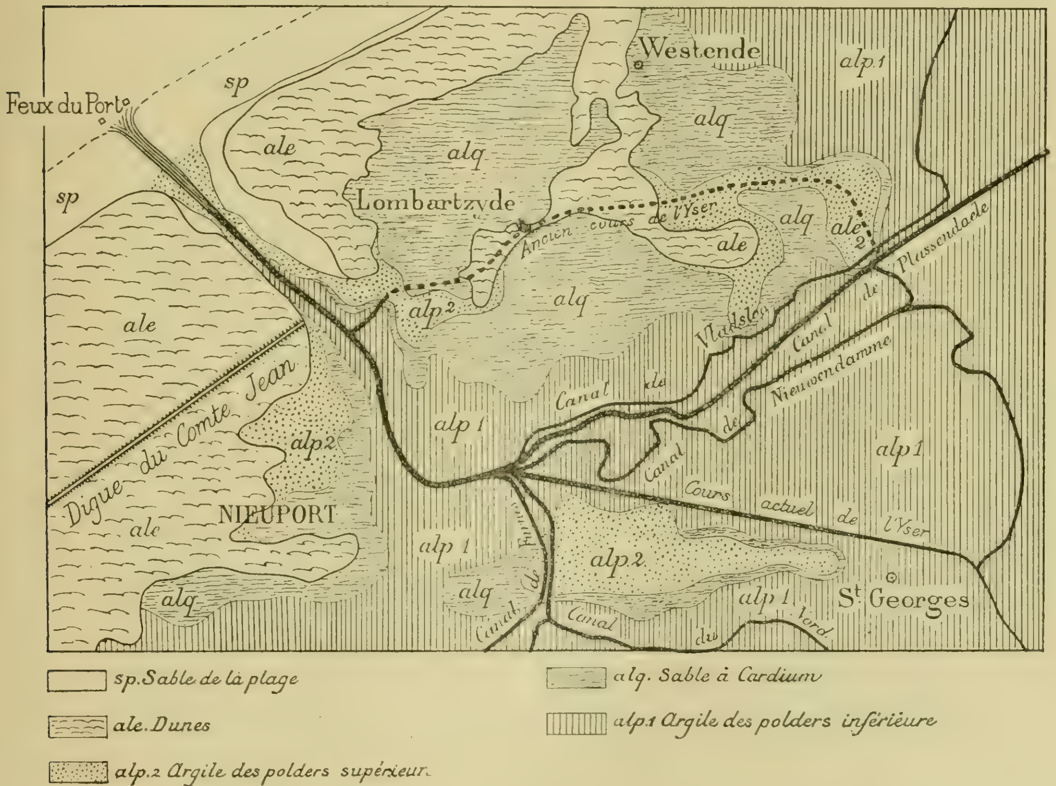

Feux du Port
sp
sp
ale
ale
alq
Westende
alp.1
alq
Lombartzyde
Ancien cours de l'Yser
alq
ale
ale
2
Plassendaele
alp.2
alq
Canal de
Canal de Nieuwendamme
Canal de
Digue du Comte Jean
alp2
alp 1
alp 1
NIEUPORT
ale
Canal
Cours actuel de l'Yser
alp 1
Furnes
alp.2
alq
Canal de
Canal du Nord
alp 1
St Georges
alq
sp. Sable de la plage
ale. Dunes
alp.2 Argile des polders supérieur
alq. Sable à Cardium
alp.1 Argile des polders inférieure

FIG. 12. — Carte géologique de l'embouchure de l'Yser, d'après la planchette « Nieuport-Leke », dressée par M. M. MOURLON, de la Carte géologique de Belgique.

de Lombartzyde, en 1134. Il est probable qu'en même temps fut obstrué le cours de l'Yser. La rivière cessa de passer par Lombartzyde et se creusa un nouveau lit qui passait à Santhoven (¹) ; un nouveau port se forma en ce point, d'où le nom de Nieuport qui lui fut donné. Les figures 11 et 12 permettent de se rendre compte de cette modification.

On conçoit qu'avec les moyens primitifs dont on disposait en ce temps, une rupture de digue n'était pas vite réparée. Pendant de longs mois, la marée continuait à pénétrer par la brèche et à apporter ses sédiments sableux. Cet état persistait en général assez longtemps pour qu'une faune de Mollusques sabulicoles, composée surtout de *Cardium edule* et de *Scrobicularia piperata*, pût s'installer dans le sable.

Les géologues belges donnent à ce dépôt le nom de « sable à Cardium ».

Plus tard, la mer ne faisait plus irruption d'une façon aussi violente, et dans la nappe d'eau plus calme, de l'argile se déposait pardessus le sable à Cardium : c'est l'argile supérieure des polders. La figure 12 montre clairement l'ancien cours de l'Yser, les sédiments sableux qui ont comblé la vallée de la rivière, et enfin les couches d'argile supérieure des polders qui sont superposées au sable à Cardium.

Ce ne sont pas seulement les tempêtes et les marées exceptionnelles qui ravagèrent la côte et percèrent en maints endroits la barrière de dunes et de digues. Notre pays fut sans cesse le théâtre des guerres que se livraient nos voisins, et à chaque instant, les villes fortes du littoral durent, pour se couvrir pendant les sièges, ouvrir les écluses et permettre aux fleuves et à la mer d'inonder les pays environnants. C'est ainsi que les Moeres, au SW. de Furnes (voir fig. 11 et carte 4B [hors texte]) furent à diverses reprises asséchées, puis de nouveau noyées pendant les sièges que soutinrent les villes de Furnes et de Dunkerque.

(¹) C'est le canal (ou crique) de Nieuwendamme (voir fig. 12). Ce lit est également abandonné, depuis qu'un nouvel Yser a été creusé, de 1643 à 1660.

Inutile d'ajouter que chacune de ces submersions déterminait le dépôt de nouvelles couches d'alluvions argileuses.

⁂

Les polders de l'Escaut, du Rupel, de la Durme, etc., subissaient les mêmes vicissitudes que ceux du littoral proprement dit. Kummer a donné une description succincte des principaux endiguements, catastrophes et réparations de digues qui se sont succédé dans le bas Escaut.

Il ne paraîtra peut-être pas oiseux d'énumérer, d'après cet auteur, les plus importants de ces événements, afin de donner une idée des remaniements incessants que la plaine alluviale a subis depuis le IXe siècle jusqu'en 1830.

Premières digues vers 830 à 850.

En 1042, 1087, 1100, ruptures de digues et inondations.

En 1124, création du polder de Lillo.

En 1164, 1170, nouveaux désastres.

En 1230, endiguement du polder de Battenbroeck [1].

En 1260, endiguement à Saaftingen.

En 1302, il y a un combat naval important, à l'embouchure du Rupel, sur l'endroit qui est maintenant le polder de Hingene.

En 1331, endiguement de Borgerweert.

En 1341, réendiguement de Lillo.

En 1298, création du polder de Ruysbroeck, sur la rive gauche du Rupel.

En 1377, inondation du polder de Saaftingen.

En 1449, réendiguement de Saaftingen.

En 1523, endiguement du polder de Weert. Entre 1246 et 1523 s'était opéré le changement du cours de l'Escaut. Celui-ci emprunta la partie inférieure du cours du Rupel et abandonna le lit du

---

[1] Un grand nombre de ces localités sont renseignées sur les cartes hors texte 3A et 4A.

«Vieil Escaut», à Bornhem. (Voir la fig. 10 et la carte hors texte 4A. Voir aussi la phot. 152.)

En 1530, nouvelle inondation de Saaftingen.

En 1551, rupture des digues de Borgerweert et formation du Groote Weel de Burght (voir phot. 133 et 147); rupture des digues des polders de Hingene, Bornhem, Weert, Spierenbroeck.

De 1583 à 1585, siège d'Anvers par Alexandre Farnèse : toutes les digues en aval d'Anvers sont coupées. (Voir la pl. III dans le travail de Kummer.) Saaftingen n'a plus été réendigué depuis lors.

En 1606, inondation des polders de Hingene et d'Eykenvliet.

De 1622 à 1648, guerre qui se termine par le traité de Münster; beaucoup de polders sont remis sous les eaux pour les opérations militaires.

En 1658, rupture de digues à Bornhem et Hingene.

En 1663, endiguement des polders de Krankeloon, à Melsele.

En 1674, endiguement du polder Royal, à Melsele.

En 1682, inondations sur les deux rives de l'Escaut, en aval d'Anvers. — A Oorderen, il se forme des étangs qui subsistent encore aujourd'hui.

En 1691, le Peerdeschorre (en aval d'Anvers, sur la rive gauche), où il n'y a plus maintenant la moindre trace de digues, était encore un polder.

De 1694 à 1713, guerres de Louis XIV. Beaucoup de polders sont submergés.

En 1715, inondation partielle des polders de Thielrode, de Namur (jamais réendigué), de Wilmarsdonck, d'Austruweel.

De 1745 à 1748, guerre avec la France; inondation des polders de Calloo, de Melsele, de Borgerweert.

En 1784, « guerre de la marmite » ; inondation des polders de Calloo et de Doel.

En 1794, guerres de la Révolution ; submersion des polders de la rive gauche de l'Escaut.

En 1802, inondation du polder de Battenbroek.

En 1808, rupture des digues de Hoboken, de Krankeloon et du polder Royal.

En 1808, guerres de Napoléon; inondations des polders des deux rives de l'Escaut.

En 1809, endiguement du polder de Schelle; la même année, rupture de la digue ; en 1810, réendiguement.

En 1814, le général Carnot fait inonder les polders des deux rives.

En 1820, rupture des digues des polders de Ruysbroeck, de Spierenbroeck, de Hingene, de Willebroeck, de Battenbroeck.

Le 5 février 1825, la plus forte marée connue : inondation des polders d'Eykenbroeck, de Weert, de Battenbroeck, de Willebroeck, de Schelle, du polder Royal.

En 1827, inondation du polder de Petit-Willebroeck, de Hendonck, de Ruysbroeck.

En 1828, inondation du polder de Battenbroeck.

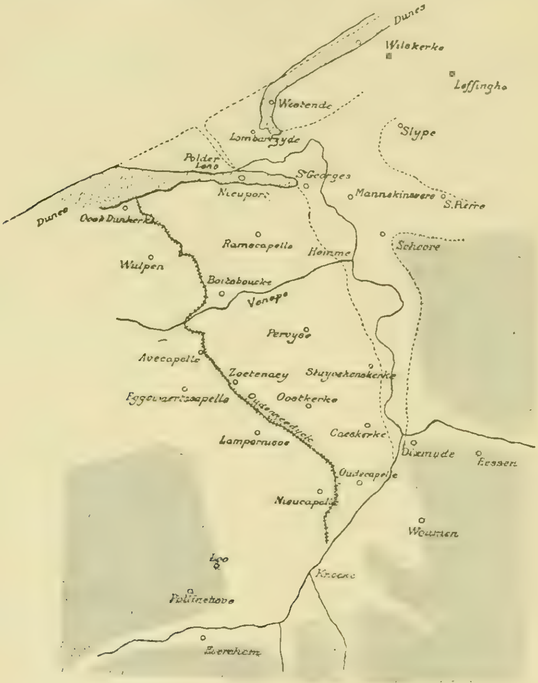
On voit qu'elle est longue et monotone, la liste des sinistres qui ont sans relâche remis sous eau les polders de l'Escaut, au fur et à mesure que l'homme opiniâtre les endiguait et les réendiguait. Quelques-uns de ces terrains (Saaftingen, Namur, Peerdeschorre) sont restés perdus.

⁂

Citons aussi, d'après M. BLANCHARD (pp. 167 et suiv.), comment se firent les endiguements du bassin de l'Yser. (Je supprime les notes bibliographiques).

« Le golfe de l'Yser, le plus vaste des estuaires du X^e^ siècle, diminue aussi rapidement que les autres et se réduit au XIII^e^ siècle à une petite crique. En 944, il s'étend jusqu'à Loo; au milieu du XI^e^ siècle, c'est encore une baie imposante où pénètre la flotte de Godwin. Cependant la partie méridionale s'assèche; en 1066, l'emplacement des communes de Saint-Jacques-Capelle, Oudecapelle, Caeskerke, Stuyvenkenskerke, forme un grand schorre, une bergerie appelée Bircla, et dépendant de la paroisse d'Eessen. Une longue digue, l'Oudenzeedijk (voir fig. 13), protège les parties émergées les premières, Lampernisse, Furnes, Eggewaertscapelle, contre un retour offensif des eaux; la levée part des dunes vers Oost-Dunkerke, passe par Avecapelle et Zoetenaey, et aboutit à la rivière vers le fort de Knocke. Au Nord, la côte forme une échancrure assez prononcée, car la ligne de dunes, à partir d'Oost-

Dunkerke, va droit à l'Est; c'est la vieille ligne qui borde encore aujourd'hui le sud du polder Lens, passe sous la ville de Nieuport et continue jusque vers Saint-Georges, contrastant par la nature de son sol et par son élévation avec les basses terres qui l'entourent au nord et au sud. C'est là qu'entre 1083 et 1093 apparaît la terre de Sandeshoved (¹), sur laquelle Philippe d'Alsace établira, un siècle après, la ville de Nieuport. Sur la rive Est, le bord de la baie


Dunes
Wilskerke
Leffinghe
Westende
Slype
Lombartzyde
Polder Lens
S^t Georges
Nieuport
Mannekinsvere
S. Pierre
Dunes
Oost Dunkerke
Ramscapelle
Heinme
Schoore
Wulpen
Boitshoucke
Vensp
Pervyse
Avecapelle
Zoetenaey
Stuyvekenskerke
Eggewaertscapelle
Oostkerke
Oudenzeedyck
Lampernisse
Caeskerke
Dixmude
Essen
Oudecapelle
Nieucapelle
Woumen
Loo
Pollinchove
Knocke
Zerekem

Échelle de 1 : 320.000

Fig. 13. — Reconstitution de l'estuaire de l'Yser au début du XII^e siècle, d'après M. Blanchard.

Les polders sont en blanc; les terres flandriennes et hesbayennes sont teintées. (Ces teintes ont été ajoutées sur la copie faite ici.)

---

[1] Ou Santhoven; voir figure 11. (Note ajoutée par J. M.)

est constitué par les vieilles dunes de Lombartzyde et de Westende (¹); peut-être même un bras sépare-t-il Lombartzyde de Westende, si l'on en croit le dicton qui veut que le premier de ces villages ait jadis fait partie du Furnes-Ambacht. Par les tempêtes du N-W., la mer pénètre largement dans le golfe et fait encore sentir l'effet du flot jusqu'au delà de Loo, puisque les moines d'Eversham ne sont pas quittes des dégâts de l'inondation de 1105.

» Mais le recul définitif du golfe s'accuse au XIIᵉ siècle. Au Sud, on s'empare des terres neuves de Dixmude (1104), et en 1166, l'Yser devant cette ville paraît bien n'être plus qu'une rivière. Au Nord, la langue de terre de Sandeshoved s'accroît aux dépens de l'estuaire, et le monastère de Bourbourg se partage les terres neuves avec le chapitre de Sainte-Walburge (1111-1112). Il semble qu'un bras existe encore, vers l'Est, rejoignant les terres basses des Moeres de Ghistelles; il est encore question, en 1171, de terres que le flot avait abandonnées jadis dans les paroisses de Slype, Leffinghe et Steene, ce qui ferait songer à une communication entre le golfe de l'Yser et les terres basses d'Oudenbourg par une crique, qui serait devenue plus tard l'Yperleet.

» A son tour, en 1138, l'abbaye des Dunes acquiert des terres neuves dans l'estuaire. On s'empare des grèves situées devant Ramscappelle, devant Pervyse (1139); à l'embouchure de la Venepe, qui amène les eaux de Furnes, les schorres ont tendance à s'accroître, et on peut prévoir qu'ils seront un jour mis en culture. De l'autre côté, les terres s'augmentent vers Schoore (1176); enfin, à Westende, Philippe d'Alsace donne à l'abbaye d'Oudenbourg les terres neuves où s'élèvera la ferme de Bamburg « entre les dunes et l'Yser », resserrant ainsi les passes de l'estuaire (1173). Les schorres continuent de s'accroître en 1205 à l'embouchure de la Venepe; l'apparition des paroisses de Mannekensvere (1239) et Saint-Georges (1240) indique un nouveau rétrécissement de la crique, quoiqu'il soit encore question, dans ces nouveaux territoires, d'inondations de la mer à empêcher. Pendant toute la fin du XIIIᵉ siècle, on continue à endiguer, à délimiter les terres neuves, du côté des

---

(¹) Voir figure 12. (Note ajoutée par J. M.)

Hemmes de l'abbaye des Dunes, à Westende, à Saint-Georges. Enfin, en 1294, le comte Guy de Dampierre accorde l'octroi de faire une écluse qui barre la crique de Nieuwendamme; c'est la fin du golfe intérieur; en 1309, on peut construire un pont entre Lombartzyde et Nieuport. Les atterrissements se forment, dès lors, entre la nouvelle ville de Nieuport et la mer; en 1271 le Hemmekin « ke li mers a jetée et ki oncques ne fut dikée »; en 1280, un « jet de mer » entre Nieuport et les dunes : c'est le futur polders Lens, que viendra protéger bientôt la digue du comte Jean. »

⁂

Enfin, pour terminer cette étude sur le passé des districts littoraux et alluviaux de la Belgique, signalons encore les modifications relativement récentes que l'homme a fait subir au littoral, dans la région du Zwyn.

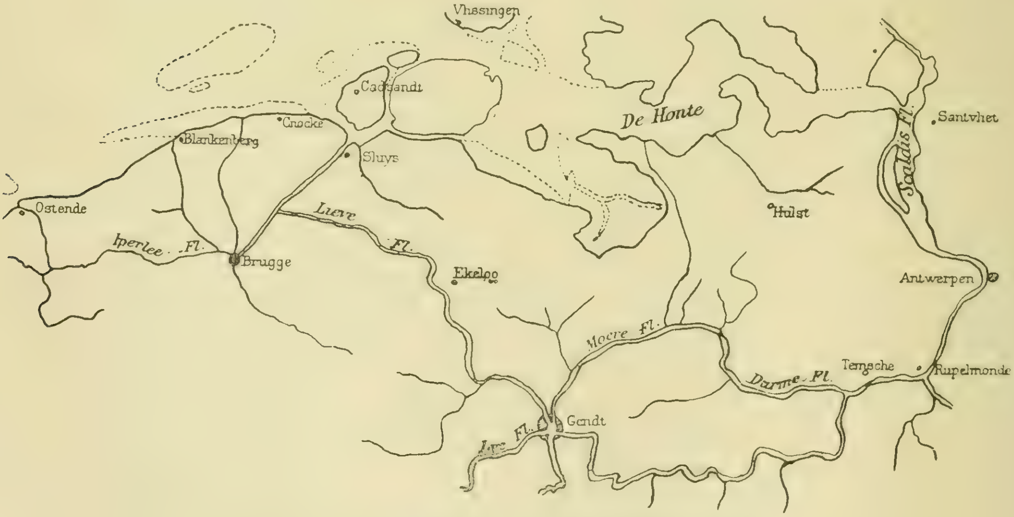

Vlissingen
Cadsandt
Crocke
Blankenberg
Sluys
De Honte
Santvliet
Scaldis Fl.
Ostende
Lieve Fl.
Hulst
Iperlee Fl.
Brugge
Ekeloo
Antwerpen
Moere Fl.
Temsche
Rupelmonde
Durme Fl.
Gendt
Lys Fl.

Fig. 14. — La Flandre en 1585, d'après Mercator.

M. Wauwermans nous renseigne, d'après Mercator, sur la situation de la côte en 1585 (fig. 14). On y voit que le Zwyn atteignait encore Bruges, et que la Lieve établissait une communication directe entre la Lys et le Zwyn. — A Ostende débouchait une rivière (¹) qui passait par Oudenburg et Bruges et qui recevait des affluents venant de Ghistelles et de Snaeskerke.

Les figures 15 et 16 montrent les étapes successives de l'endiguement et de l'envasement du Zwyn. Ces cartes sont assez explicites et se passent de commentaires.

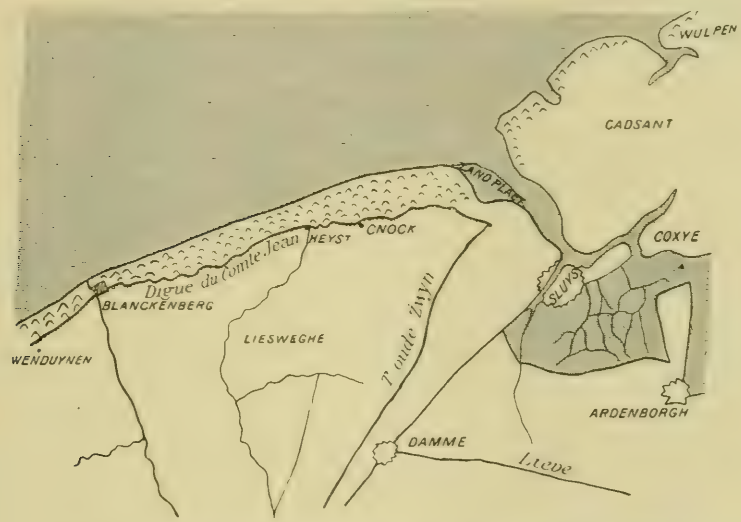

WULPEN
CADSANT
ZANDPLAET
COXYE
CNOCK
HEYST
Digue du Comte Jean
BLANCKENBERG
WENDUYNEN
SLUYS
LIESWEGHE
't oude Zwyn
ARDENBORGH
DAMME
Lieve

Fig. 15. — L'embouchure du Zwyn en 1644, d'après P. Verbist.

Depuis 1872, date de l'achèvement de la digue internationale, on s'efforce de favoriser la croissance de la longue flèche de sable (voir la carte hors texte 4C) qui obstrue de plus en plus l'ancienne

---

(¹) Dans la partie basse de son cours, cette rivière s'appelait Iperlee ou Yperlee. D'autres rivières de la plaine maritime ont porté ou portent encore ce nom, notamment, un affluent de l'Yser, à Nieuport (qui est appelé, par erreur, « canal de Vladsloo » sur la figure 12), et un autre affluent de l'Yser, qui passe par Ypres.

embouchure du Zwyn. Actuellement il ne reste plus qu'un très étroit goulet par lequel la mer pénètre encore dans l'ancien golfe.

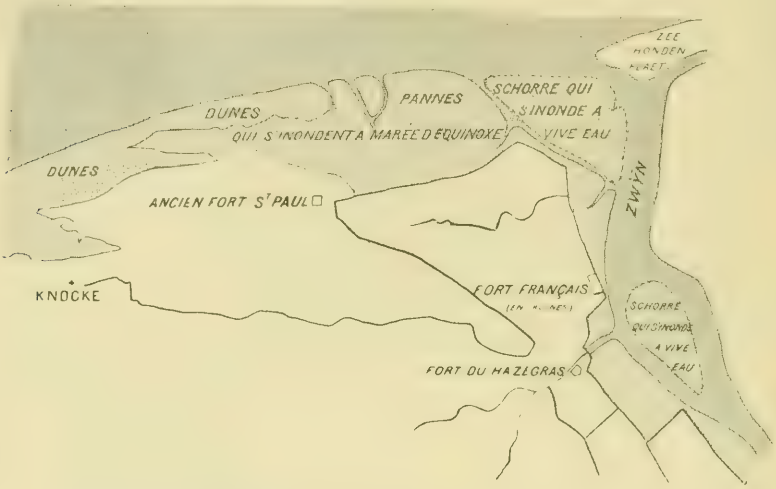

ZEE HONDEN FLAET
SCHORRE QUI S'INONDE A VIVE EAU
PANNES
DUNES
QUI S'INONDENT A MARÉE D'ÉQUINOXE
DUNES
ANCIEN FORT ST PAUL
ZWYN
KNOCKE
FORT FRANÇAIS (EN RUINES)
SCHORRE QUI S'INONDE A VIVE EAU
FORT DU HAZEGRAS

Fig. 16. — L'embouchure du Zwyn en 1839, d'après Wolters.

Limites actuelles des districts littoraux et alluviaux.

Maintenant que nous connaissons les grands traits de l'histoire des districts que nous étudions ici, nous pouvons essayer de les délimiter. (Voir la carte 1, hors texte.) Nous réservons leur description plus complète pour les chapitres où nous étudierons les associations végétales.

Dunes littorales. Elles font un bourrelet presque continu le long de la plage; très larges entre la frontière française et Nieuport, elles se retrécissent de plus en plus vers Ostende, pour devenir de nouveau plus étendues au Coq. Depuis Wenduyne jusqu'à Heyst, elles manquent complètement et sont remplacées par la digue du comte Jean. A Heyst, elles reprennent une certaine largeur jusqu'à la frontière néerlandaise. Dans les endroits où elles sont assez étendues, les dunes ne forment pas une ligne unique de monticules; elles sont disposées en plusieurs rangées, entre lesquelles s'étendent des vallées plus ou moins profondes et humides, les pannes.

Alluvions fluvio-marines : slikkes et schorres. En trois points de la côte, la ligne de dunes est coupée pour livrer passage à des cours d'eau : à Nieuport débouche l'Yser, — à Ostende, l'ancien Yperlee, — à Knocke, l'ancien Zwyn. En ces endroits, la sédimentation des alluvions apportées par les rivières continue à s'accomplir; il s'y forme des couches d'argile, en tout semblable à l'argile poldérienne qui s'est déposée depuis le IV^e siècle sur les terrains successivement noyés par la mer.

On appelle *slikke* la portion qui est inondée à chaque marée haute, même lors de la morte eau; le *schorre* est la portion plus élevée que les eaux n'atteignent qu'aux marées de vive eau (Voir phot. 93 à 107).

Sur la côte même, les slikkes et les schorres sont réduits à fort peu de chose. A Ostende, l'endiguement de l'ancienne rivière est complet, et l'on ne rencontre plus les plantes des alluvions saumâtres que çà et là dans les bassins de chasse. Les vases fluvio-marines les plus importantes sont celles du bas Escaut. En aval de Lillo, les eaux sont fortement salées à marée haute, et le fleuve est bordé d'intéressantes alluvions où se retrouvent les plantes caractéristiques de ce district.

Alluvions fluviales. En amont de Lillo, la salure n'est plus suffisante pour imprimer à la flore un cachet spécial; pourtant, on comprend que la limite ne soit pas tranchée nettement; il y a naturellement une région où les alluvions fluvio-marines et les alluvions fluviales se mélangent.

Cette région indécise s'étend jusque vers Burght. En amont de ce point, on ne rencontre plus que d'une manière tout à fait exceptionnelle les plantes des slikkes et des schorres.

Le district des alluvions fluviales remonte le long de l'Escaut et de ses affluents aussi haut que se fait sentir la marée. Pour plusieurs de ces rivières, la limite supérieure est artificielle et constituée par une écluse ou un barrage; il en est ainsi pour l'Escaut à Gand, pour la Dendre à Termonde.

L'Yser ne possède plus d'alluvions fluviales, puisque le barrage est établi à Nieuport au niveau des slikkes et des schorres.

Polders. Avant l'endiguement, les eaux de la mer et des rivières s'étalaient chaque jour sur toute la région littorale et sur la plaine basse qui borde les rivières. L'argile qu'elles ont déposée est sensiblement la même partout, qu'elle ait été transportée par les eaux saumâtres du littoral ou du bas Escaut, ou par les eaux douces, mais à courant très lent, des rivières. La différence de salure qui existait lors de la construction des digues s'est effacée petit à petit, et actuellement les polders marins ont les mêmes caractères que les polders fluviaux. Il n'y a donc pas de raison de séparer le district poldérien en une portion marine et une portion fluviale.

Latéralement, le district poldérien s'étend jusqu'aux districts campinien, flandrien ou hesbayen. Lorsque la pente du sol est forte, ainsi que c'est le cas le long des petits affluents de l'Yser, et aussi le long de la plupart des affluents de l'Escaut, le passage du poldérien au district voisin est net et précis. Mais lorsque le pays est très plat et qu'il se continue à peu près horizontalement au delà du poldérien aussi bien que sur celui-ci, la délimitation n'est possible que par l'examen de la terre et de la végétation. Il en est ainsi notamment dans le nord des deux Flandres; l'affaissement du littoral a continué après que les polders eussent été complètement mis à l'abri des inondations derrière les digues; si la barrière des dunes et des digues était rompue à présent, l'inondation s'étendrait donc notablement plus loin qu'au IX^e siècle, ainsi que le montre la figure 17 empruntée à Van Rysselberghe. Dans ces régions sablonneuses, qui sont au-dessous du niveau des marées de vive eau, l'évacuation des eaux est aussi difficile que dans les polders argileux : ces pays sont rayés d'une infinité de petites rigoles bordées d'*Alnus glutinosa* (Aune), servant au drainage des eaux surabondantes (voir phot. 182).

Sable à Cardium. Il reste encore un dernier district, peu important au point de vue de son étendue. Ce sont les pays où s'est déposée, lors de la rupture des digues, une couche assez épaisse de sable à Cardium. Il n'y a qu'un petit nombre d'endroits (voir carte 1 [hors texte]) où le dépôt de sable ait une puissance suffisante pour donner à la végétation un cachet particulier. Partout ailleurs, le sable existait en quantité assez minime et il a été mélangé intimement à l'argile sous-jacente.

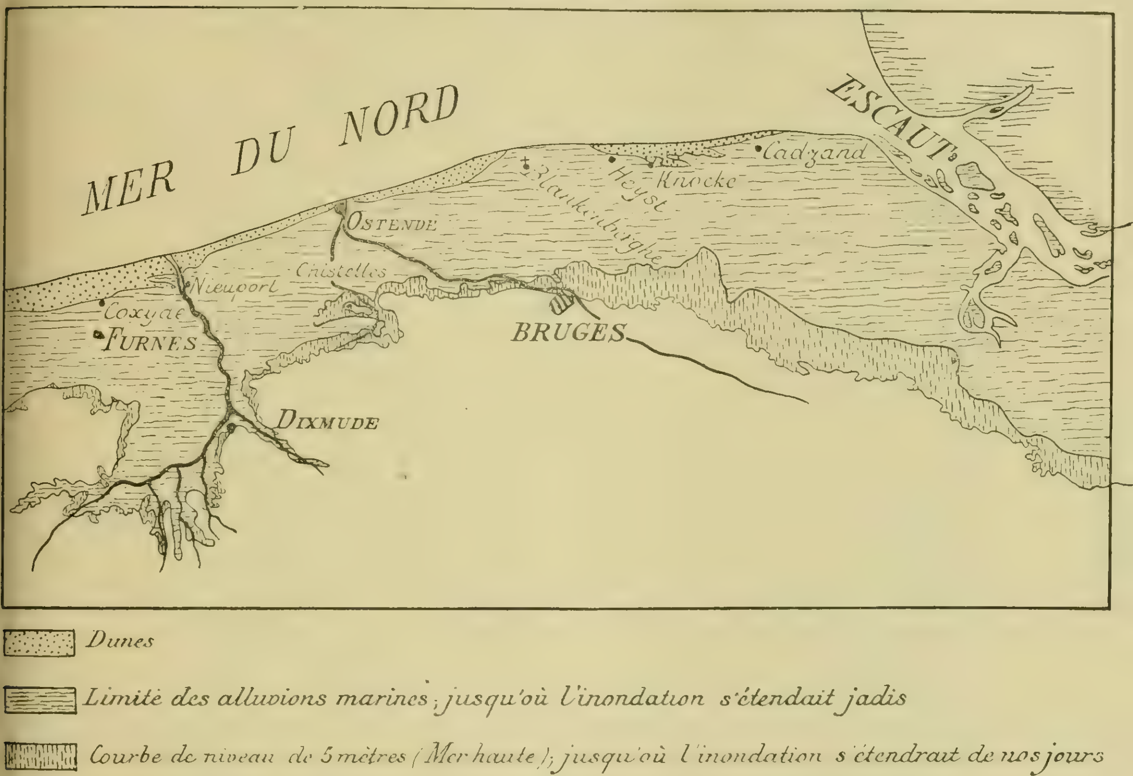

MER DU NORD
ESCAUT
Cadzand
Knocke
Heyst
Blankenberghe
Ostende
Ghistelles
Nieuport
Coxyde
Furnes
Bruges
Dixmude
Dunes
Limite des alluvions marines; jusqu'où l'inondation s'étendait jadis
Courbe de niveau de 5 mètres (Mer haute); jusqu'où l'inondation s'étendrait de nos jours

FIG. 17. — Limite des polders marins et courbe de niveau de 5 mètres, d'après FR. VAN RYSSELBERGHE.

* * *

Avant de clore ce chapitre, qu'il me soit permis de citer quelques pages d'Edmond Picard, dans la *Forge Roussel.* Rien ne peut donner de la basse Belgique une idée à la fois plus rapide et plus juste. Disons que ce que l'auteur appelle « la campagne flamande » est notre district poldérien, que « les Flandres » correspondent à notre district flandrien, que sa « Campine » est notre district campinien, et son « Brabant » notre district hesbayen.

« Quand, le dos tourné à la ligne monotone des côtes de la Flandre, on regarde les flots jaunâtres de la mer du Nord, presque toujours brumeux, ne changeant de ton qu'avec les caprices du ciel tourmenté qui les surplombe, si ce n'est pas la sérénité et la joie qu'on sent descendre en soi, c'est une rêverie profonde et austère qui semble mieux en rapport avec le drame de la vie.

» Quand, laissant ce spectacle, qui élève en berçant, on se tourne vers l'intérieur et qu'on pénètre dans la ligne des dunes qui ourlent le rivage, le cœur s'apaise mais reste ému, devant l'horizon plus restreint des ondulations sablonneuses qui se succèdent, tantôt couvertes d'herbes dures et frissonnantes, tantôt nues, d'un jaune pâle et argenté, donnant à qui s'enfonce entre leurs plis l'impression du désert.

» Et, lorsque remontant sur leurs dernières croupes, on aperçoit tout à coup la campagne flamande, plate et indéfinie, se perdant loin, bien loin, dans un brouillard violacé, avec ses premiers plans de pâturages, ses rangées d'arbres parfois si nombreuses qu'elles donnent l'illusion d'une forêt, étalant la gamme des verts dans des tons si intenses qu'il semble qu'une ondée vient de les aviver en les lavant ; lorsque les toits rouges sur les blanches maisons rustiques piquent ce plantureux tapis et le relèvent, comme des nœuds sur une robe ; que les clochers de villages se montrent pareils à des phares dans cet espace sans bornes, on se demande quel est le plus puissant pour toucher notre âme, de cet océan de verdure tranquille et reposée, ou de cet océan toujours mobile dont on entend derrière soi la clameur.

» L'Escaut aussi, là où la marée se fait encore sentir et où les bâtiments de mer labourent ses flots, séduit, non par la variété des aspects, mais par la grandeur de ses rives basses et gazonnées, ne laissant voir des arbres que la cime, des maisons que les toits.

Ici encore tout s'unit pour former une harmonie mélancolique. La bande limoneuse des eaux s'allonge comme un serpent sur la surface uniforme et verte des polders. Les bestiaux blancs tachés de noir, marbrant les prés comme les voiliers marbrent le fleuve, semblent eux-mêmes rendus pensifs par la calme monotonie du spectacle.

» Si alors on pénètre dans le pays, on arrive bientôt à la région des gros villages où la propreté des Flandres éclaire le paysage par la blancheur laiteuse des habitations. De chacune de ces agglomérations, comme du moyeu d'une roue énorme, rayonnent les chemins plats des campagnes. Ils se déroulent en rubans à travers les cultures fertiles, bordées d'aulnes, laissant voir çà et là une terre grasse et foncée. Partout apparaissent, entre le feuillage, des maisons basses que le groupe principal semble avoir égrenées. L'esprit se repose dans une sensation profonde d'abondance tranquille et sûre d'elle-même.

» Pour qui cherche dans la nature une impression plus pénétrante encore de paix poétique, c'est dans la Campine qu'il faut aller, là où la zone des plaines vient se perdre en déserts de sable, sur lesquels les plantes de sapins plaquent leurs grandes taches sombres. La bruyère s'étale en nappes roses et odorantes au milieu desquels s'endort çà et là un marais. Les routes tracées au hasard dans le terrain stérile développent au loin leurs sinuosités paresseuses. Les maisons sont pauvres et rares. L'isolement pèse sur le paysage silencieux.

» La plaine flamande prend fin. Nous voici en Brabant. Le sol se relève comme si une force souterraine le gonflait. Les premières collines restreignent l'horizon. Dans leurs flancs sont découpés les premiers chemins creux aux berges abruptes et ombragées, aux ornières profondes. Les crêtes se chargent de bois où poussent en hautes futaies les hêtres.

» Mais quand on avance sur les ondulations qui s'allongent, la grande culture se montre avec ses vastes surfaces sans arbres. Le paysage se ternit et sa nudité amortit toute sensation... »

CHAPITRE II.

LES CONDITIONS D'EXISTENCE DES VÉGÉTAUX.

Nous essayerons d'indiquer dans ce chapitre quel est le milieu dans lequel les Végétaux des districts littoraux et alluviaux se développent et de quelle façon ils s'adaptent à ces conditions.

Nous examinerons successivement le climat, le sol, les rapports des Végétaux avec les Animaux et avec les autres Plantes.

§ 1. — **Le climat.**

Définir un climat, au point de vue géobotanique, n'est pas aussi facile qu'on pourrait l'imaginer.

I. — Division de l'année en saisons.

Faisons remarquer en premier lieu que les saisons astronomiques délimitées par les équinoxes et les solstices ne correspondent nullement aux phases successives de la végétation dans un pays tel que la Belgique. L'hiver, c'est-à-dire la saison où les arbres, les arbustes et les grandes plantes herbacées sommeillent, va de la fin de novembre à la dernière quinzaine de mars. Le printemps, caractérisé par le réveil de la vie végétale, commence à la fin de mars et se termine déjà avec le mois de mai. L'été, avec le plein épanouissement de la végétation, comprend les mois de juin, de juillet, d'août et de septembre. Enfin, l'automne, où la vie s'arrête peu à peu, est plus court encore que le printemps ; il commence en octobre pour finir en novembre.

Il serait certainement logique de diviser l'année en quatre périodes concordant avec les saisons botaniques. Mais la façon dont sont publiées les observations météorologiques rend une pareille subdivision pratiquement irréalisable : en effet, la plupart des recueils météorologiques donnent des moyennes mensuelles pour les minima et les maxima thermométriques, ainsi que pour l'humidité atmosphérique, et des totaux mensuels pour les quantités de pluie. Cette façon de présenter les moyennes et les totaux est fort logique pour les météorologistes, puisque les nombres ainsi calculés satisfont complètement aux nécessités de leurs études. Seulement, on voit que si nous voulions partager l'année en saisons botaniques, nous devrions calculer à nouveau toutes les moyennes et tous les totaux : besogne longue et fastidieuse. — Afin de pouvoir le plus facilement utiliser les nombres publiés, nous avons fait un compromis entre ce qui existe et ce qui serait désirable.

Nous divisons l'année en quatre saisons, délimitées de la façon que voici : l'hiver : décembre, janvier, février, mars; le printemps : avril, mai; l'été : juin, juillet, août, septembre; l'automne : octobre, novembre. Le lecteur qui consultera nos tableaux *C* (p. 216, 217), *E* (p. 223, ss.) et *G* (p. 238, ss.) voudra ne pas perdre de vue que l'année commence pour nous le 1er décembre. L'année 1891 signifie donc : « du 1er décembre 1890 au 30 novembre 1891 ».

II. — Imperfection des observations météorologiques.

Quelles sont les observations météorologiques dont on aurait besoin pour déterminer complètement le climat géobotanique d'un pays ?

a) *Température.* — En premier lieu, il faut connaître les températures maxima et minima de chaque jour, nombres d'après lesquels on calcule les moyennes. Celles-ci ne doivent jamais embrasser une période plus longue qu'une saison : la moyenne des maxima de l'année, ou la moyenne annuelle des minima, où tous les hauts et les bas se balancent et s'effacent, n'ont aucune importance pour nous; à plus forte raison, n'avons-nous pas d'intérêt à connaître la température annuelle moyenne, ainsi qu'on peut le voir dans le tableau *G*.

Une difficulté insurmontable se présente, dès qu'on veut se servir des observations faites par les météorologistes. Comme c'est la température de l'air qui les intéresse le plus, c'est presque toujours elle seule qui est notée, alors que c'est la température de la plante elle-même que nous devrions connaître, non seulement celle des organes aériens, mais aussi celle qui règne au niveau du sol et même dans les portions souterraines. Lorsque le ciel est limpide, les objets placés au soleil s'échauffent beaucoup plus que l'air ambiant. Par contre, pendant les nuits claires le rayonnement refroidit les plantes et le sol bien au-dessous de la température de l'air. Or, il importe peu aux végétaux que l'air soit modérément chaud, si leurs feuilles grillent pendant le jour et gèlent pendant la nuit.

On ne saurait trop insister sur l'écart entre les températures auxquelles les plantes sont exposées en réalité et celles qui sont observées par les météorologistes. Le tableau suivant, dressé à l'aide de renseignements qui se trouvent dans le fascicule des *Monographies agricoles de la Belgique* consacré à la région limoneuse et sablo-limoneuse, résume des observations faites pendant quinze années consécutives à l'Observatoire d'Uccle, près Bruxelles. (Altitude 100 mètres.)

Les thermomètres donnant la température de l'air sont mis sous abri à 1m50 au-dessus de la surface du sol ; les autres thermomètres sont couchés soit sur le sol nu, soit sur le sol couvert d'un gazon court ([1]).

Le tableau montre que des gelées sont relativement nombreuses sur le sol gazonné en mai, 7 en moyenne, — que des gelées blanches surviennent même en plein été, alors que l'air se maintient à une température de plus de 5° — et qu'en hiver le gazon peut avoir une température de 13° plus basse que celle de l'air. D'autre part, la couche superficielle du sol s'échauffe jusqu'à 55°.

Pour compléter ces notions au sujet de la température réelle des végétaux, donnons encore, d'après le même fascicule des *Mono-*

([1]) En hiver, quand le sol est couvert de neige, ces thermomètres sont déposés sur la neige.

TABLEAU A.

Comparaison entre la température de l'air et celle du sol nu ou gazonné.

MOIS.	MAXIMUM ABSOLU.		MINIMUM ABSOLU.		MINIMUM MOYEN.		JOURS DE GELÉE.			
							Nombre moyen.		Nombre maximum.	
	Air.	Sol nu.	Air.	Sol gazonné.	Air.	Sol gazonné.	Air.	Sol gazonné.	Air.	Sol gazonné.
Décembre .	15,3	13,7	− 16.9	− 29,0	− 0,6	− 3.3	14	21	31	31
Janvier . .	13,5	15,0	− 20,2	− 27,4	− 0,8	− 3 2	16	22	23	30
Février . .	18,7	18,2	− 18,3	− 28,1	− 1,0	− 3.7	14	20	27	28
Mars . . .	21,7	23,3	− 14,0	− 19,0	1,4	− 1.9	10	20	20	27
Avril . . .	26,0	36,9	− 4,1	− 10,8	4,0	0,5	3	13	8	18
Mai	31,8	44,3	− 1,9	− 7.9	7 4	4 4	0,2	7	1	11
Juin. . . .	34,7	53.0	1,4	− 6,4	10,9	7,6	0	1,1	0	4
Juillet. . .	35,2	55,1	5,2	− 1,4	12,4	9.3	0	0,1	0	2
Août . . .	35,3	51,1	5.3	− 0,7	12,5	9,0	0	0,2	0	2
Septembre.	32,3	42,3	1,5	− 3 6	11,0	6,3	0	2,0	0	7
Octobre . .	25,4	27,7	− 2,6	− 10,4	6,2	2,7	1	9	3	18
Novembre .	20,0	18,9	− 12,8	− 15,0	3,2	0 2	6	14	15	23

graphies agricoles, les températures minima observées, pendant l'hiver très rigoureux de 1838, dans l'air et dans le sol; celui-ci n'était pas couvert de neige.

TABLEAU B.

Température de la terre, en hiver.

A l'air, sans abri			– 20,6
A la surface du sol			– 10,2
Immédiatement au-dessous			– 8,2
A la profondeur de	5	centimètres	– 6,5
—	10	—	– 6,3
—	15	—	– 4,9
—	30	—	– 2,4
—	40	—	– 1,8
—	60	—	– 0,2
—	80	—	+ 0,5

b) *Vitesse d'évaporation.* — Une autre donnée météorologique très importante est celle de la vitesse d'évaporation. Les études géobotaniques de ces dernières années ont montré avec une évidence de plus en plus grande que l'aspect de la végétation et la structure des organes aériens dépendent plus encore de la vitesse de transpiration que de la température. Malheureusement ici les données météorologiques sont tout à fait insuffisantes; il n'existe d'ailleurs pas de méthode universellement appliquée et donnant des résultats comparables qui nous renseigne sur la vitesse d'évaporation. Les météorologistes observent, indirectement du reste, le degré hygrométrique de l'atmosphère, c'est-à-dire le rapport de la quantité de vapeur d'eau contenue dans l'atmosphère à la quantité maximum que l'air pourrait en posséder à cette température. Mais la connaissance de l'état hygrométrique de l'atmosphère ne donne qu'une idée très imparfaite de la vitesse avec laquelle se fait l'évaporation. En effet, celle-ci augmente avec la température de l'air et avec la force du vent; elle dépend aussi, à un moindre degré, de la pression barométrique. Il résulte de ceci que pour une même humidité relative (de 80 par exemple), l'évaporation sera très intense s'il fait chaud et venteux, et presque nulle si l'air est froid et calme.

Dans divers observatoires on cherche à déterminer par voie directe la vitesse d'évaporation. On se sert surtout de l'évaporimètre de Piche. Par malheur, cet instrument n'est pas utilisable pendant l'hiver.

Il ne reste donc, pour nous renseigner sur la vitesse d'évaporation, que la mesure de l'état hygrométrique de l'atmosphère.

c) *Pluie.* — Un autre facteur important est la quantité de pluie reçue par le sol. Ces observations se font dans tous les observatoires et l'on possède à ce sujet des données fort nombreuses, dont l'exactitude laisse peut-être un peu à désirer, mais qui, telles qu'elles sont, nous sont d'un précieux secours.

d) *Quantité de lumière.* — Puisque les végétaux dont nous étudions la dispersion géographique sont en majorité des plantes autotrophes, ayant besoin de lumière pour l'assimilation du carbone, il serait de la plus haute importance de connaître la quantité de lumière reçue dans les divers points de la Terre. La mesure de l'intensité lumineuse se heurte à de grandes difficultés, et je ne pense pas qu'il y ait des observatoires météorologiques où on la fasse d'une façon méthodique et régulière. La chose ne serait pourtant pas impossible, ainsi que l'a montré M. WIESNER (*1893-1895*).

A défaut de la mesure de l'intensité lumineuse, il serait très utile d'avoir celle du nombre d'heures de soleil; mais bien peu nombreux sont les observatoires qui publient ce renseignement. Dans la plupart des recueils météorologiques, on se contente de donner la nébulosité, c'est-à-dire une estimation de la surface du ciel qui est couverte de nuages. Une telle observation laisse inévitablement beaucoup de place aux impressions subjectives de l'observateur; les chiffres ne sont donc pas strictement comparables.

e) *Vent.* — La même incertitude règne dans beaucoup de cas au sujet du vent. La direction est donnée avec précision, mais sa vitesse est souvent estimée d'après l'échelle de Beaufort ou d'après l'échelle terrestre (voir p. 222), au lieu d'être mesurée à l'anémomètre; ajoutons d'ailleurs que l'estimation de la force du vent ne présente pas de grandes difficultés et que les chiffres sont donc assez comparables.

Les vents faibles n'ont d'intérêt pour la géobotanique que comme modificateurs de la transpiration. Dès que la vitesse atteint ou dépasse 12 ou 13 mètres par seconde, l'action mécanique du vent vient s'ajouter à son action desséchante, et ses effets deviennent des plus énergiques.

⁂

On voit par les pages précédentes, combien les renseignements que nous possédons sur le climat, considéré comme facteur géobotanique, sont imparfaits et souvent peu précis. Schimper (*1898*, p. 190) a fait également remarquer que les observations météorologiques devraient être complétées dans diverses directions pour fournir un point d'appui aux recherches géobotaniques.

III. — Comparaison du climat littoral avec celui des autres parties de la Belgique.

Maintenant que nous savons quelles sont les données météorologiques qui nous seraient nécessaires, tâchons de tirer parti de celles dont nous disposons, en vue de déterminer les principaux éléments du climat.

Comparons d'abord le climat du littoral à celui des autres parties de la Belgique.

Les éléments du tableau *C* sont empruntés aux *Monographies agricoles de la Belgique*; dans chaque fascicule, le chapitre relatif au climat est rédigé par M. Lancaster, directeur du service météorologique à l'Observatoire royal d'Uccle.

Les renseignements se rapportent à chaque mois, de décembre à novembre.

Les données du tableau *C* sont traduites en courbes sur les graphiques A, B, C, (voir diagramme 1).

a) *Température.*

Au point de vue thermique, le littoral subit de moins grandes variations que l'intérieur du pays; l'été y est moins chaud; l'hiver y est moins froid; le nombre des jours de gelée y est relativement faible. La neige ne persiste dans les dunes que pendant les hivers exceptionnels. Les graphiques A et B traduisent ces différences de la façon la plus démonstrative.

Pendant l'hiver rigoureux de 1906-1907, beaucoup de plantes étrangères qui ont été gelées dans les jardins du centre de la Belgique n'ont aucunement souffert sur le littoral. Signalons : *Evonymus japonicus*, *Prunus Lauro-Cerasus*, *Laurus nobilis*, *Lavatera arborea, Aucuba japonica.*

Au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la mer, le climat, tout en restant doux, perd de plus en plus sa constance. Ainsi, Furnes, situé à seulement 5 kilomètres de la mer, a déjà un climat moins régulier qu'Ostende. Nous ne possédons pas de renseignements météorologiques sur les polders fluviaux et les bords immédiats des rivières à marées; mais des stations telles que Somergem et Iseghem, situées en Flandre, à une faible altitude, nous permettent de nous faire une idée du climat qui règne le long de l'Escaut et de ses affluents. En effet, il est fort probable que le climat de ces polders et de ces bords de rivières est intermédiaire entre ceux de Somergem et d'Iseghem d'une part, et ceux de Turnhout et d'Uccle, d'autre part.

D'une façon générale, les districts géobotaniques qui nous occupent ont donc un climat fort égal. D'ailleurs, dans notre pays, ce n'est guère dans la portion élevée de la Campine (par exemple à Hechtel) et en Ardenne (par exemple à Bastogne) que le climat devient réellement rigoureux. Aussi y a-t-il pas mal d'espèces végétales, originaires de pays plus chauds, qui sont localisées au bord de la mer. Dans les contrées méridionales, elles habitent l'intérieur des terres aussi bien que le littoral, mais chez nous c'est uniquement au bord de la mer qu'elles trouvent les conditions thermiques nécessaires à leur maintien. Citons notamment *Phleum arenarium*, *Scirpus Holoschoenus*, *Juncus anceps*, *Glau-*

TABLEA

Le climat du littoral compar

LOCALITÉS.	Moyenne des maxima.									
	D.	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.
Ostende (altit. 6 m.) . .	6,4	3,9	5,8	8,9	12,2	15,2	18,8	20,5	20,3	18,
Furnes (altit. 6 m.) . .	6.2	4,0	6,2	9,6	13.4	16,2	19,4	20,9	20.5	18,
Somergem (altit. 22 m.) .	5,9	3,3	5.9	10,0	14,2	17,6	21,1	22,3	21,7	19,
Iseghem (altit. 19 m.) . .	5,5	3,0	5,5	9,8	14,1	17,8	21,8	22,8	21,9	19,
Turnhout (altit. 27 m.) .	5,7	3,0	5,9	10,4	15,3	19,0	22,6	23.5	22,7	19,
Hechtel (altit. 64 m.) . .	5,2	2,2	5,6	10,3	15,3	18,9	22,6	23,4	22,7	20,
Uccle (alt. 100 m.). . .	4,1	3,2	4,9	8,0	12,7	17,0	20,4	21,8	21,2	18,
Bastogne (altit. 503 m.) .	2,7	0,1	3 8	8,0	13.4	17,0	21,1	21,7	21,1	18,
	Jours de gelée.									
Ostende	9,3	16,7	11,7	4,6	0,9	0	0	0	0	0
Furnes	11,3	18.3	13,7	5,3	1,4	0,1	0	0	0	0
Somergem	13,7	21,0	15,1	8,0	3,6	1,0	0,1	0	0	0
Campine (1)	14,5	22,1	16,0	10,1	3,9	0,5	0	0	0	0
Uccle.	11,5	13,9	10,3	8,4	1,6	0	0	0	0	0
Haute-Ardenne (2) . . .	26,5	27.5	22,8	19,2	13,4	4,2	0,8	0	0	0

---

(1) Pour les jours de gelée, moyenne entre Turnhout et Hechtel.

(2) Pour les jours de gelée, moyenne entre Bastogne et Libramont.

elui de l'intérieur de la Belgique.

		MOYENNE DES MINIMA.											
.	N.	D.	J.	F.	M.	A.	M.	J.	J.	A.	S.	O.	N.
,8	9,4	1,3	- 1,3	0,1	2,6	5,2	8,3	11,6	13,2	13,4	11,6	7,4	3,2
,4	8,9	0,7	- 1,7	- 0,5	2,2	4,3	7,4	10,8	12,2	12,4	10,6	6,5	2,5
.0	8.8	0,0	- 2,7	- 1,1	1,7	3,0	6,6	10,2	11,6	11,8	9,6	5,6	2,1
,4	8,4	0,5	- 2,1	- 0,7	2,0	4,4	7,4	11,2	12,6	12,7	10,4	6,2	2,5
,9	9,0	- 0,1	- 3,2	- 1,6	1,4	3,9	7,3	11,1	12,1	12,2	10,3	5,9	1,8
,3	8,8	- 0,6	- 4,0	- 2,1	0,8	3,2	6,7	10,5	11,9	12,0	9,6	5.5	1,2
.6	7.5	- 0,2	- 1,2	- 0,2	1,3	4,3	7,4	10,9	12,6	12.5	10,3	6,6	2,6
,0	6,7	- 3,4	- 6,9	- 4,8	- 2,1	0,4	4,1	7,3	8,9	8,8	6,6	3,0	- 0,7
		EAU TOMBÉE.											
,1	5,7	56	42	33	37	30	41	43	54	66	62	73	63
,6	6,9	54	40	33	41	31	45	52	57	68	64	77	63
.3	10,4	72	47	40	47	35	51	66	70	81	68	87	67
,6	12,3	63	44	39	44	37	46	67	77	70	63	72	58
,4	5,5	60	54	47	49	47	56	65	74	75	65	71	62
,2	15,0	111	79	49	74	53	70	89	107	86	84	89	109

cium flavum, *Althaea officinalis*, *Ramalina evernioides*. La carte 10 (hors texte) montre la répartition géographique de *Phleum arenarium*.

Il y a aussi quelques plantes méridionales qui passent couramment l'hiver en plein air dans les jardins de la côte, alors qu'elles gèlent à Bruxelles; telles sont *Laurus nobilis*, *Lavatera arborea*, *Artemisia Abrotanum*.

De même qu'il y a des espèces que la douceur de l'hiver retient dans les districts littoraux, y en a-t-il d'autres que l'insuffisante chaleur de l'été en éloigne? Cela n'est pas impossible.

En tout cas, il est certain que la Vigne n'y mûrit jamais ses fruits, même quand elle est cultivée, comme c'est généralement le cas, sur la pente méridionale du toit des petites maisons de la dune (voir phot. 60 et 63); elle pousse vigoureusement et des raisins sont produits en abondance, mais ils n'arrivent jamais à maturité, faute de quelques journées assez chaudes. Ce qui est vrai pour la Vigne, l'est peut-être aussi pour des plantes sauvages, qui seraient ainsi exclues des districts littoraux. Il est possible que ce soit pour cette raison que *Galium cruciata*, *Satureja Clinopodium*, *S. Acinos*, *Malva moschata*, etc., ne réussissent pas à coloniser les dunes, les polders et la plaine flandrienne. Ce sont, en effet, des plantes qui sont surtout abondantes dans le Midi et qui fleurissent en plein été.

La limite septentrionale de trois de ces plantes est représentée sur la carte 10. On voit que cette limite n'est aucunement parallèle aux isothermes de janvier (carte 7), mais qu'elle suit sensiblement, surtout dans la partie occidentale, les isothermes de juillet. Ces faits semblent indiquer qu'elles ont besoin de fortes chaleurs en été, et qu'elles ne craignent nullement les fortes gelées de l'hiver, puisqu'elles se rencontrent dans l'Europe centrale et orientale, à climat continental. Ce ne sont pas non plus les conditions du sol ou de l'humidité qui peuvent rendre les dunes inaptes à l'existence de ces plantes, car on les rencontre fréquemment (surtout les deux premières) sur les sables tertiaires aux environs de Bruxelles.

Jusqu'à quel point la température du sol participe-t-elle à celle de l'air. Je ne pense pas que des observations aient été faites comparativement dans le sable des dunes et dans l'argile, telle que celle des polders. M. Hilgard (p. 306) donne des renseignements au sujet de la capacité calorique et de la conductibilité du sable et de l'argile. Le sable a une chaleur spécifique plus grande que l'argile, et pour une même quantité de chaleur absorbée, sa température s'élève donc moins que celle de l'argile. Ceci tendrait à faire supposer que la surface du sable ne subit pas de grandes variations de température. Mais il faut considérer, d'autre part, que le sable est mauvais conducteur de la chaleur, de telle sorte que la chaleur absorbée par la couche superficielle ne se transmet que lentement aux parties profondes, et qu'inversement, pendant la nuit, la chaleur de la partie inférieure n'atteint que lentement la surface. Il faut encore tenir compte de la teinte très pâle du sable, peu favorable à l'absorption de la chaleur. De l'ensemble des recherches, faites notamment par Wollny (d'après M. Hilgard), il résulte qu'en été, les sols sableux sont les plus chauds, puis les sols riches en humus, les sols calcaires et, enfin, les sols limoneux et argileux; tandis qu'en hiver ce sont les sols riches en humus qui sont les plus chauds, puis les limons et, enfin, les sables.

J'ai à diverses reprises déterminé, dans les dunes de Coxyde, pendant des journées très chaudes, la température du sable exposé directement aux rayons solaires à midi; le thermomètre a souvent marqué des températures comprises entre 57° et 58°. Il est certain que les feuilles et les tiges minces qui sont en contact intime avec le sol, par exemple *Erodium cicutarium*, *Leontodon hirtus*, les Mousses, prennent ces températures élevées.

Je n'ai pas d'observations de températures de la surface de l'argile des polders; d'après les données réunies par M. Hilgard, elle est probablement moins chaude que le sable. Sur les alluvions marines et fluviales, qui restent toujours fortement imprégnées d'eau, l'échauffement superficiel est naturellement peu appréciable.

En somme donc, s'il est vrai que la température de l'air, à 1 ou 2 mètres au-dessus du sol, est sensiblement plus basse en été et plus élevée en hiver, dans les dunes que dans les polders et les autres parties de la Belgique, en revanche la surface du sable s'échauffe plus en été et se refroidit plus en hiver que celle des autres terrains.

Humidité atmosphérique.

M. DURIEUX (*1900*) déduit de ses observations que l'air est plus sec sur le littoral qu'à l'intérieur du pays. Cette conclusion est probablement inexacte, puisque sur toute la côte occidentale de l'Europe continentale, depuis Brest jusqu'à Skagen, l'humidité relative est supérieure à ce qu'elle est à l'intérieur des pays (voir tableau *G*, p. 238, ss.).

Pluie.

Les observations d'Ostende concordent avec celles des autres localités littorales : partout la quantité d'eau recueillie est inférieure à ce qu'elle est à quelques lieues de la mer, même lorsque le pays est plat (voir tableau *G*, p. 238, ss.).

M. DURIEUX (*1900*, p. 393) attribue la faiblesse de la pluie à la rareté des orages. On constate, en effet, que c'est surtout en été que le déficit est considérable (voir tableau *G*, p. 238, ss. et diagrammes C et I), ce qui rend la pénurie d'eau d'autant plus sensible à la végétation : les plantes des dunes ne sont presque pas arrosées pendant les mois où le besoin d'eau est le plus vif ; et encore celle qui tombe s'infiltre-t-elle rapidement dans les profondeurs du sable où elle n'est plus accessible aux racines.

La rareté des pluies d'été est aussi très défavorable aux végétaux des schorres et des slikkes. Ils ont leurs racines dans un sol imprégné d'une solution concentrée de chlorure de sodium, qui n'est que difficilement absorbée ; elles n'ont donc l'occasion de prendre de l'eau que lorsqu'une pluie survient à marée basse et dilue la solution saline.

Il n'est pas rare non plus que les pluies soient trop peu copieuses dans les polders marins; quoique ceux-ci soient situés endessous du niveau des hautes marées, les fossés qui irriguent les prairies tarissent pendant les étés secs et la végétation jaunit et dépérit. Ce fut notamment le cas en août et septembre 1906.

Quant aux polders fluviaux et aux alluvions des rivières à marées, leur végétation est toujours abondamment pourvue d'eau et, par conséquent, indépendante de la pluie.

Nébulosité. Intensité de la lumière.

Le ciel du littoral et des polders ne présente aucune particularité ; la nébulosité est sensiblement la même que dans les districts continentaux. (Voir aussi le tableau G, p. 238, ss.) Pourtant les habitants du littoral ont l'impression fort nette que les brouillards y sont plus fréquents en hiver qu'à l'intérieur du pays.

Vent.

Voici les nombres donnés par M. Durieux (*1900*, p. 395) pour la direction du vent à Ostende, et ceux donnés par M. Lancaster (*1900*, p. 430) pour Bruxelles. (Ces derniers nombres sont réduits en proportions $^{\circ}/_{00}$ pour les rendre comparables à ceux d'Ostende.)

TABLEAU D.

Direction du vent suivant les saisons (1).

DIRECTION DU VENT.	HIVER.		PRINTEMPS.		ÉTÉ.		AUTOMNE.	
	Ostende.	Bruxelles.	Ostende.	Bruxelles.	Ostende.	Bruxelles.	Ostende.	Bruxelles.
N.	60	33	152	92	125	93	59	45
NE.	130	77	207	131	115	88	116	87
E.	160	125	76	131	39	76	114	115
SE.	67	69	32	61	25	46	62	71
S..	190	158	107	96	100	82	210	157
SW.	180	332	158	227	214	279	210	323
W.	150	152	176	158	283	215	161	148
NW..	63	53	92	104	99	121	72	54

---

(1) Dans le tableau *D*, les saisons sont les saisons astronomiques.

Aussi bien à Ostende qu'à Bruxelles, le vent souffle d'une façon prépondérante du SW. Mais au printemps, les vents de NE. à Ostende et ceux de NE. et d'E. à Bruxelles sont également fort fréquents.

Je me hâte d'ajouter que les nombres qui viennent d'être donnés n'intéressent pas beaucoup la géobotanique. En effet, on est généralement d'accord pour admettre que les vents faibles n'influencent guère la végétation, ni par leur action mécanique, ni par leur action desséchante. Il n'y a guère que M. Hansen (*1904*) qui croit que même des vents peu rapides peuvent détruire le bord des feuilles. Quant à moi, je pense que les seuls courants atmosphériques dont nous ayons à tenir compte sont ceux dont la vitesse dépasse 14 mètres à la seconde, soit 50 kilomètres à l'heure (ils sont représentés par les nombres 7 à 12 dans l'échelle de Beaufort, et par les nombres 4, 5, 6 dans l'échelle terrestre). Il est donc logique de ne tenir compte que de ces vents violents, que nous appellerons indistinctement des tempêtes (¹).

Les observations indiquant la vitesse du vent à Ostende n'ont jamais été publiées, à ma connaissance. Mais nous possédons les chiffres relatifs à Dunkerque et à Flessingue.

Le tableau *E* résume ces observations. Nous y joignons, pour la comparaison, les observations faites à Paris (au Parc Saint-Maur). Les tempêtes sont classées par saisons géobotaniques (voir p. 208).

(¹) Voir sur la relation entre l'échelle de Beaufort, l'échelle terrestre et la vitesse du vent, l'*Annuaire météorologique de l'Observatoire royal de Belgique*, 1903, p. 384. Voici les relations pour la partie de l'échelle qui nous intéresse ici :

Échelle de Beaufort.	Échelle terrestre.	Vitesse par seconde en mètres.	Vitesse à l'heure en kilomètres
7	4	13,8	49,7
8		16,4	59,0
9	5	19,5	70,0
10		23,5	84,6
11	6	28,4	102,2
12		34,2	123,1
		et au delà.	et au delà.

TABLEAU E.

Direction des vents dont la vitesse atteint au moins 50 kilomètres à l'heure, à Dunkerque, à Flessingue et à Paris.

SAISONS.	N.	NE.	E.	SE.	S.	SW.	W.	NW.
Tempêtes de Dunkerque (1890 à 1899).								
Force = 50 à 59 kilomètres à l'heure.								
Hiver	18	6	20	»	5	8	70	21
Printemps . . .	7	9	7	»	»	1	22	7
Été	5	»	3	»	»	5	27	7
Automne . . .	8	2	11	»	1	2	26	11
Force = 60 à 69 kilomètres à l'heure.								
Hiver	4	1	9	»	6	3	44	12
Printemps . . .	5	2	1	»	»	9	10	1
Été	3	»	»	»	»	3	4	»
Automne . . .	6	1	5	»	»	1	6	4
Force = 70 à 79 kilomètres à l'heure.								
Hiver	1	2	3	»	»	3	30	1
Printemps . . .	1	»	»	»	»	»	2	1
Été	»	»	»	»	»	1	1	»
Automne . . .	3	1	2	»	»	»	»	1

TABLEAU E (*suite*).

SAISONS.	N.	NE.	E.	SE.	S.	SW.	W.	NW.
Tempêtes de Dunkerque (1890 à 1899) (*suite*).								
Force = 80 à 116 kilomètres à l'heure.								
Hiver . . .	1	»	4	»	»	»	10	»
Printemps . . .	3	»	»	»	»	»	1	»
Été	»	»	»	»	»	1	2	»
Automne . . .	1	»	1	»	»	1	»	1
Total. . .	66	24	66	»	12	38	255	67
	Total général : 528							
Tempêtes de Flessingue (1890-1899).								
Force = 7 à 8 de l'échelle de Beaufort.								
Hiver	5	7	9	3	17	63	55	17
Printemps . . .	4	4	4	1	»	6	5	6
Été	»	»	»	»	»	18	32	4
Automne . . .	1	»	4	»	8	31	16	5
Force = 9 à 10 de l'échelle de Beaufort.								
Hiver	»	1	1	»	2	8	14	4
Printemps . . .	»	2	»	»	»	»	»	»
Été	»	»	»	»	»	1	1	»
Automne . . .	1	»	1	»	1	5	2	»

TABLEAU E (*suite*).

SAISONS.	N.	NE.	E	SE.	S.	SW.	W.	NW.
Tempêtes de Flessingue (1890-1899) (*suite*).								
Force = 11 à 12 de l'échelle de Beaufort.								
Hiver	»	»	»	»	»	»	1	»
Printemps . . .	»	»	»	»	»	»	»	»
Été	»	»	»	»	»	»	»	»
Automne . . .	»	»	»	»	»	»	»	»
TOTAL . . .	11	14	19	4	27	128	129	36
	TOTAL GÉNÉRAL : 368							
Tempêtes de Paris (1890-1899) (¹).								
Force = 4 de l'échelle terrestre.								
Hiver	18	10	1	1	38	53	14	7
Printemps . . .	10	10	»	1	12	12	8	4
Été	1	1	»	1	12	20	4	»
Automne . . .	2	5	»	1	12	15	2	»
Force = 5 de l'échelle terrestre.								
Hiver	2	5	»	»	8	5	5	4
Printemps . . .	1	»	»	»	»	2	»	»
Été	»	»	»	»	»	»	»	2
Automne . . .	»	1	»	»	5	»	»	1

(¹) Les nombres publiés ici diffèrent un peu de ceux que j'ai donnés dans : *Les conditions d'existence des arbres dans les dunes littorales,* à la suite de petites corrections que j'ai apportées aux calculs.

TABLEAU E (*suite*).

SAISONS.	N.	NE.	E.	SE.	S.	SW.	W.	NW.
Tempêtes de Paris (1890-1899) (*suite*).								
Force = 6 de l'échelle terrestre.								
Hiver	»	»	»	»	4	3	»	»
Printemps . . .	»	»	»	»	»	»	»	»
Été	»	»	»	»	»	»	»	»
Automne . .	»	»	»	»	»	2	»	»
Total. . .	34	32	1	4	91	112	33	18
	Total général : 325							

Lorsque les indications étaient données d'après 16 directions, je les ai ramenées à 8 directions, en partageant également les observations NNE., ENE., ESE., etc., entre les deux directions voisines. — Ces observations étaient faites trois fois par jour à Dunkerque et à Flessingue. Pour Paris, je ne tiens compte que des observations de 6 h., 12 h. et 21 h.

Voici des schémas qui sont plus démonstratifs que les nombres du tableau *E*. *Du Ann*, *Fl Ann*, *Pa Ann*, représentent les tempêtes qui ont soufflé à Dunkerque, Flessingue et Paris pendant les années 1890 à 1899 : la longueur de chacun des rayons de la rose des vents est proportionnelle au nombre des tempêtes de cette direction. — *Du PE*, *Fl PE*, *Pa PE* représentent de la même manière les tempêtes des printemps et des étés à Dunkerque, Flessingue et Paris de 1890 à 1899.

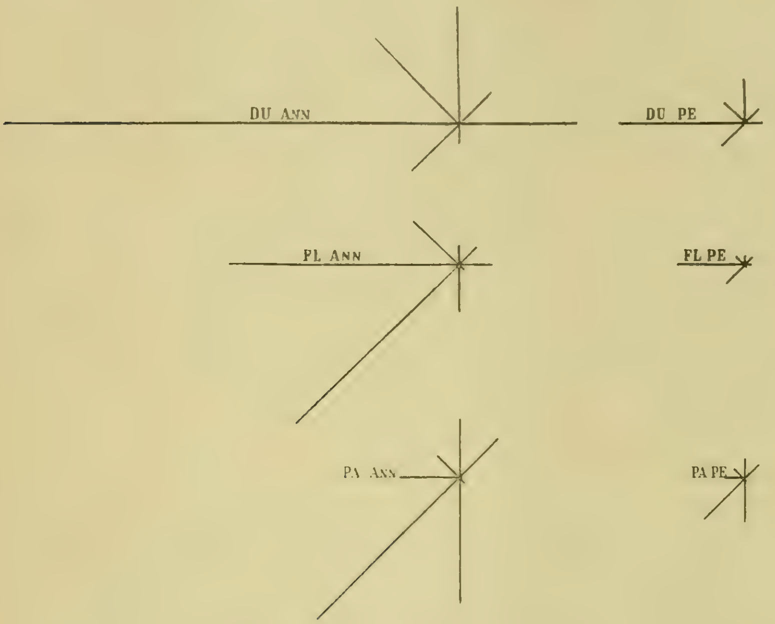


Fig. 18. — Direction des tempêtes.

Comparons entre eux les tableaux ou les schémas :

A Dunkerque, les tempêtes soufflent le plus souvent du quadrant NW.

A Flessingue, elles soufflent du quadrant SW.

A Paris, la prédominance du quadrant SW. est encore plus marquée et la direction maximale a une tendance à tourner vers le S.

Quelle serait la raison de cette différence ?

Dans toute l'Europe occidentale, les vents du quadrant SW. sont les plus fréquents. Les tempêtes suivent la règle générale. Seulement quand des vents violents soufflent par-dessus la terre, leur vitesse décroît de plus en plus, ce qui n'a pas lieu par-dessus la mer. Sur la côte, la direction des tempêtes est donc en relation avec l'orientation du rivage : les vents qui passent sur la terre pour atteindre le point considéré, se sont affaiblis, tandis que les vents de la mer arrivent directement et sans rien avoir perdu de leur vitesse. C'est ainsi qu'à Dunkerque, où la côte a sensiblement la direction WSW.-ENE., la mer étant à l'WNW., les tempêtes du SW. sont notablement moins fréquentes que celles de l'W., que rien n'arrête. A Flessingue, l'orientation du rivage est W.-E., la mer étant au S., ainsi qu'on peut le voir sur la carte hors texte 1. La direction SW. est donc largement ouverte, et ce sont les tempêtes SW. et W. qui sont les plus nombreuses. Lorsqu'on examine un point tel que Paris qui est situé au milieu des terres, et où l'action retardatrice des arbres et des inégalités du sol s'exerce également sur tous les vents, on y retrouve la prédominance des vents SW.

⁂

Je crois qu'il est inutile de discuter en détail le mode d'action du vent sur la végétation. Des observations de KIHLMANN, M. WARMING, M. HANSEN, etc., qui ont été réunies et comparées critiquement par M. FRÜH, il résulte que le vent agit à la fois en secouant les feuilles et en accélérant leur transpiration. Dans les dunes, il intervient encore d'autres façons : il ensevelit les végétaux en certains endroits et les déracine en d'autres ; il mitraille les feuilles par les innombrables grains coupants de sable qu'il entraîne violemment avec lui. Enfin une tempête soufflant de la mer est toujours plus ou moins chargée de sel, et celui-ci peut à son tour devenir une cause de destruction.

On a une tendance à exagérer l'importance de ce dernier facteur. M. FRÜH relate de nombreuses expériences qui prouvent que la quantité de sel marin emporté par les tempêtes est toujours assez minime. Il insiste aussi sur cette constatation, que les méfaits du vent à l'intérieur des continents sont les mêmes que près des côtes, alors que certainement le vent n'y est pas salé.

Un autre fait qui vient également montrer que « l'air salin » n'a guère d'importance, c'est que sur les côtes du Boulonnais, constituées par des falaises où la mer se brise avec furie et où chaque vague de tempête se résout en un épais nuage d'embrun, la pente abrupte de la falaise nourrit, jusque tout près de la limite des marées, une végétation qui ne porte aucunement l'empreinte du sel marin. On n'y trouve pas une seule des plantes halophiles qui sont spéciales aux alluvions vaseuses imprégnées d'eau de mer (¹) (*Suaeda, Salicornia, Atropis maritima*, etc.), ni de celles qui habitent les sables salés (*Cakile, Salsola*, etc.). Les plantes particulières qui s'y rencontrent sont exclusives aux rochers maritimes (*Crithmum maritimum, Silene maritima*, etc.), mais il n'est pas prouvé que ce soit le sel marin qui localise les espèces sur les rochers battus par la mer. On ne pourrait vraiment citer que deux Phanérogames qui soient attirées sur les falaises jurassiques du Boulonnais par le sel marin : ce sont *Apium graveolens* et *Glaux maritima*. La première est localisée en Belgique sur les digues dont la base est léchée par de l'eau saumâtre. Sur les falaises, *Apium* habite le voisinage des filets d'eau qui suintent sur la pente escarpée, partout où les couches sont inclinées vers la mer. L'eau de pluie qui tombe sur le plateau de la falaise dissout le sel amené par les tempêtes, s'infiltre jusqu'à une couche imperméable et suit celle-ci vers l'escarpement de la falaise. Quant à *Glaux*, il habite le bas de la falaise, près de la marée haute. Il n'est du reste pas fort répandu.

A côté de ces espèces dont la présence indique une certaine salure, de nombreuses autres plantes témoignent que l'eau est à peu près douce : *Equisetum palustre, Lolium perenne, Lemna minor, Orchis latifolia, Ranunculus repens, Carlina vulgaris, Pulicaria dysenterica, Tussilago Farfara, Mentha aquatica, Scrophularia aquatica*, etc.

Puisque des falaises, exposées directement aux grandes vagues de la Manche, portent une flore nullement halophile, et qui serait chassée par la salure, on admettra à plus forte raison que l'air

---

(¹) Pourtant les falaises jurassiques sont souvent argileuses.

n'est pas chargé de particules salines sur notre côte basse et plate, qui se prolonge au loin sous une mer sans profondeur et où les vagues, d'ailleurs peu hautes, viennent mourir lentement sur la plage, en y déferlant à peine.

Il est juste d'ajouter que tous les botanistes ne sont pas d'accord sur l'innocuité des particules de sel entraînées par le vent. M. Devaux (*1906*) a publié des observations faites près de Biarritz, qui le conduisent à accuser principalement le sel marin de la destruction localisée de *Pinus Pinaster* (Pin maritime).

Autrement menaçants sont, pour les plantes des sables, le danger d'être déchaussées et celui d'être ensevelies sous le sable soulevé ailleurs.

Chaque tempête creuse la dune sur la face antérieure et transporte le sable par-dessus la crête, sur la face située en aval; ici les plantes sont enfouies; là elles étaient déracinées (voir phot. 25 et 26). Mais pour que les rafales, même violentes, modifient visiblement la forme de la dune, il faut que le sable soit sec et pulvérulent; lorsque les grains sont collés ensemble par l'eau, ils résistent victorieusement aux ouragans. Il importerait donc beaucoup de savoir si les tempêtes de certaines directions sont plus fréquemment dépourvues de pluies que d'autres.

J'ai minutieusement comparé à ce point de vue les observations faites à Dunkerque et publiées dans les *Annales du bureau central météorologique de France.*

Pour les années 1890 à 1899, je n'ai pas trouvé qu'il y eût une prépondérance de tempêtes sans pluie pour aucune direction. Donc, puisque c'est de l'W. que soufflent le plus souvent les tempêtes, c'est la face W. des dunes qui est la plus entamée, et elles se déplacent vers l'E.

Ce n'est pas uniquement en transportant le sable que le vent menace la végétation; il exerce aussi une action immédiate sur les organes aériens des plantes. Cette influence est naturellement d'autant plus évidente que ces organes sont plus directement exposés aux tempêtes; en d'autres termes, ce sont les feuilles, surtout celles des arbres et des arbustes, qui auront le plus à souffrir.

Ces considérations nous amènent aussitôt à cette conclusion, que pour apprécier exactement et complètement le vent comme facteur géobotanique, il ne faut pas accorder la même importance aux tempêtes qui soufflent en hiver et en automne qu'à celles du printemps et de l'été.

Si nous constatons que les arbres à feuilles caduques sont déformés par le vent, nous serons en droit d'incriminer d'une façon presque exclusive les tempêtes du printemps et de l'été, en d'autres termes, celles qui soufflent pendant que les arbres sont en feuilles.

Voyons d'abord quelles sont les directions de ces tempêtes. (Tableau *F*.)

TABLEAU F.

Tempêtes du printemps et de l'été. (Années 1890 à 1899.)

LOCALITÉS.	N.	NE.	E.	SE.	S.	SW.	W.	NW.
Dunkerque. . .	24	11	10	0	0	18	69	16
Flessingue . . .	4	6	4	1	0	25	38	7
Paris.	11	11	0	2	25	33	11	7

Les schémas *Du PE*, *Fl PE*, *Pa PE* traduisent ces nombres d'une façon plus démonstrative (voir p. 227).

Ils montrent, tout comme les schémas correspondant aux tempêtes de l'année entière, que les tempêtes les plus fréquentes du printemps et de l'été soufflent sur notre côte, orientée exactement comme celle de Dunkerque, du quadrant WN., mais avec prépondérance notable de la direction W.

Si le vent agissait surtout par sa force mécanique, c'est-à-dire en poussant les arbres, il est évident que sur le littoral ceux-ci seraient tous penchés vers l'E., de même qu'à l'intérieur du pays ils sont penchés vers le NE. Or, on constate aussitôt que leur inclinaison se fait vers le SE. ou l'ESE.

Comment donc agit le vent? Un examen attentif des rameaux qui viennent de subir une tempête lève tous les doutes. C'est l'exagération de la transpiration qui est seule en cause : le bord des feuilles est noirci et recroquevillé ; le sommet encore jeune de chaque rameau est également desséché.

M. Hansen (*1904*) est également d'avis que la mortification de la zone marginale des feuilles est due à ce que la sève contenue dans les vaisseaux des nervures foliaires s'évapore avant d'arriver jusqu'à l'extrémité des nervures. Cette idée rend très bien compte de ce fait, que la destruction des tissus commence toujours par le bord.

Le moindre obstacle suffit à annihiler la puissance destructive que le vent exerce sur le feuillage. Ainsi, un buisson de *Populus monilifera* ou de *P. alba* qui a été fouetté par une tempête, n'a subi d'injures que du côté qui était directement exposé au vent : les feuilles y sont brunies, les sommets des rameaux sont flétris ; sur l'autre face, c'est à peine si l'on aperçoit une action.

Cette différence est des plus nettes, même lorsque le buisson est peu dense et n'a qu'un mètre d'épaisseur ou même moins. Il faut donc admettre qu'en passant à travers le feuillage, le vent a perdu suffisamment de sa vitesse pour ne plus exercer d'effet appréciable sur les feuilles (1).

L'affaiblissement du vent par un obstacle, insignifiant en apparence, permet aussi de comprendre une pratique culturale habituellement suivie dans les dunes. Au printemps, lorsque les champs sont préparés pour la plantation de Pommes de terre, on couche sur le sable des branches d'Aune ou de Peuplier : quoiqu'il n'y ait pas de feuilles à ces rameaux, ils brisent suffisamment le vent pour que celui-ci ne soulève plus le sable superficiel et ne l'emporte pas au delà du champ (voir phot. 59). On se sert dans le même but de bouchons de paille enfoncés dans le sable. (Voir phot. 60).

---

(1) Ce fait, qu'il est facile d'observer lors de chaque tempête, est en contradiction avec les expériences faites par M. Hansen (*1904*), qui a vu que des vents, même faibles, suffisent à mortifier le bord des feuilles. Je suppose que M. Hansen se servait d'exemplaires qui avaient été cultivés dans un air particulièrement calme.

Représentons-nous maintenant quel aspect prendront des végétaux qui sont soumis depuis toujours à l'action déformante des tempêtes. Sans répit, les rameaux qui naissent du côté des vents dominants se flétrissent et se dessèchent; la cime ne parvient donc jamais à s'étendre de ce côté, et elle devient asymétrique. De plus en plus, elle s'accroît dans la direction opposée et finalement elle prend l'aspect d'un balai fortement usé. Comme le poids de la couronne est tout à fait unilatéral, le tronc se penche dans la direction inverse de celle d'où soufflent les tempêtes. Un fait qui montre nettement que ce n'est pas l'effort mécanique exercé par le vent qui incline les arbres, mais uniquement la traction unilatérale provoquée par la cime, c'est d'abord que les arbres qui ne souffrent pas de l'action desséchante du vent ne s'inclinent pas, — témoin *Salix alba*, — et en second lieu que les arbres dont la cime ne s'étale pas latéralement, tels que *Populus italica*, restent également verticaux, tout en devenant asymétriques.

Les diverses espèces sont inégalement sensibles à l'influence desséchante des vents, d'après des observations faites dans les districts littoraux de Belgique. Voici comment on peut classer les arbres et les arbustes au point de vue de la déformation plus ou moins grande que le vent leur imprime.

1. *Populus alba* (Peuplier blanc), *Tilia ulmifolia* (Tilleul) et *Ulmus campestris* (Orme). On n'en rencontre jamais un individu à couronne régulière. (Voir phot. 42, 154, 155, 164.)

2. *Fraxinus excelsa* (Frêne), *Alnus glutinosa* (Aune), *Populus italica* (Peuplier pyramidal), *Ligustrum vulgare* (Troène). Ces deux premiers sont toujours fortement asymétriques et penchés ; le troisième reste droit malgré le dessèchement de la moitié des rameaux. Le dernier forme des buissons qui sont comme rasés du côté de l'WNW. (Voir phot. 41.)

3. *Populus monilifera* (Peuplier du Canada). Déformation moins accentuée. (Voir phot. 135, 137, 156.)

4. *Betula alba* (Bouleau), *Quercus pedunculata* (Chêne). Couronne à peine unilatérale.

5. *Salix alba* (Saule blanc), *S. repens* (Saule rampant), *Hippophaës rhamnoides* (Argousier). Jamais la moindre trace de dessèchement. (Voir phot. 22, 23, 24.)

Les *Populus alba*, les *Tilia* et les *Ulmus* pleinement exposés au vent prennent souvent des aspects tout à fait singuliers. Toute branche qui pousse vers l'W. et le NW. étant aussitôt desséchée, toute la couronne finit par être déjetée et elle donne l'impression d'un panache de fumée soufflée de côté.

Lorsque la plante est protégée par une dune ou par une construction, la déformation caractéristique ne se montre qu'au-dessus de l'abri, dans la portion du feuillage où le vent a librement accès. Ce phénomène se voit de la façon la plus évidente sur de petits *Populus alba* poussant sur le penchant SE. de dunes situées à La Panne, à gauche de la route qui conduit de l'arrêt du tram vicinal à la mer. (Voir phot. 42.)

Ce qui a été dit plus haut du ralentissement du vent à l'intérieur d'un buisson ou d'une cime, même peu épaisse, rend compte de ce fait que les arbres de la côte ne présentent leur allure caractéristique, en forme de balai usé, que lorsqu'ils sont isolés. Lorsqu'ils sont suffisamment rapprochés et alignés dans le sens des vents, ils se garantissent les uns les autres et aucune déformation n'apparaît. C'est ce qui s'est passé pour les *Populus monilifera* plantés le long de la route de Furnes à La Panne. Dans ce village, la route suit sensiblement la direction WNW. ; les arbres s'abritent donc mutuellement et ils n'ont pas du tout l'aspect habituel des Peupliers qui ont poussé au bord de la mer.

Cette observation faite sur les arbres de la route de La Panne nous ramène à notre point de départ : pourquoi des arbres librement exposés à toutes les tempêtes s'inclinent-ils vers le SE. alors que les tempêtes d'W. sont les plus nombreuses ? Il est vrai que la fréquence de ces tempêtes est plus grande que celle des autres, seulement il faut considérer que les vents d'W. sont généralement moins froids que ceux du NW. Lorsque ces derniers arrivent sur la côte, ils se réchauffent au contact du sol, et par conséquent leur humidité relative diminue, ce qui entraîne une évaporation plus rapide du feuillage qu'ils fouettent. Or, comme c'est à la dessiccation des rameaux d'une moitié de la cime qu'est due l'asymétrie des arbres littoraux, nous voyons pourquoi les troncs penchent vers le SE.

⁂

Jusqu'ici nous n'avons envisagé que les arbres qui perdent leurs feuilles en hiver. On cultive aussi dans les dunes littorales des Conifères à feuillage persistant (*Pinus sylvestris* et *P. Pinaster* ou Pin maritime), qui sont donc exposés aux vents pendant toutes les saisons. On distingue facilement chez eux l'action mécanique exercée principalement par les tempêtes du SW., et l'action desséchante qui est la plus marquée pour les tempêtes du NW.

Un petit bois de *Pinus sylvestris* établi dans les dunes du Coq (entre Ostende et Blankenberghe) est particulièrement démonstratif. Le croquis ci-joint indique quelle est sa configuration.

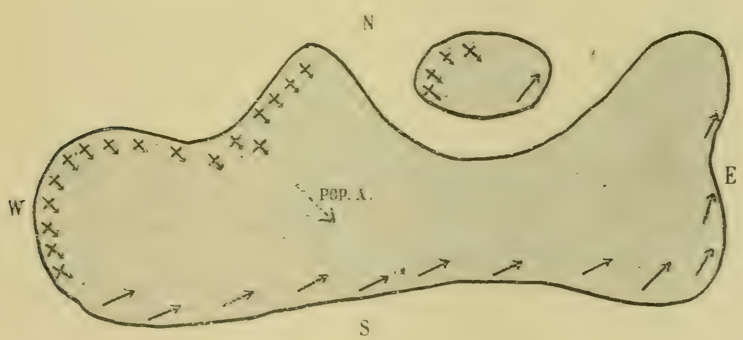


Fig. 19. — Bois de *Pinus sylvestris,* au Coq. Les flèches indiquent la direction vers laquelle les arbres sont inclinés. Les croix indiquent les arbres morts. — POP. A = *Populus alba.*

Sur le bord S., tous les arbres sont déjetés vers l'ENE. : les branches qui étaient tournées vers l'WSW. ont été détruites, — plutôt brisées que desséchées, — et la cime est devenue asymétrique (voir phot. 87). Sur le bord NW. les arbres ont eu à peine le temps d'être inclinés ; la cime tout entière a été tuée rapidement (voir phot. 88 et 89).

Je pense que c'est en hiver que se produit l'effet destructeur du vent de NW. sur les *Pinus*. Pendant les hivers 1905-1906 et 1906-1907, les *Pinus sylvestris* et *P. Pinaster* plantés à Coxyde, à la base du versant NW. du Hoogen Blikker, ont présenté la mortification du sommet des aiguilles du côté NW. de la cime [1]. Chaque arbre avait, en février, une face restée verte (SE.) et une face fortement brunie (NW.) ; pendant le printemps et l'été, les aiguilles se dessèchent de plus en plus et tombent. Comme sur chaque rameau de la face NW. des arbres, ce ne sont que les aiguilles les plus exposées qui périssent, les Pins de Coxyde deviennent à peine asymétriques et continuent à pousser vigoureusement.

Lorsque les Pins sont isolés, il arrive souvent que leur cime devient fortement unilatérale, et prend la forme d'un panache de fumée (voir phot. 173).

A quoi tient le dépérissement total et rapide des Pins sylvestres au Coq ? Je l'ignore. Toujours est-il que les causes qui détruisent actuellement les arbres agissent déjà depuis plusieurs années. La pineraie a été sensiblement plus étendue vers le NW. qu'elle ne l'est maintenant. En 1891, son bord NW., situé loin en avant du bord actuel, montrait le même dépérissement des Pins battus par les tempêtes froides du NW. (voir phot. 89).

Dans une autre des plantations du Coq, on se rend compte de la différence des effets du vent sur les Pins, qui sont verts en toute saison, et sur les Peupliers blancs, qui n'ont de feuilles qu'au printemps et en été. Au milieu des Pins sont quelques Peupliers dont les branches dépassent les Pins. Alors que ceux-ci montrent l'inclinaison des arbres le long de la bordure WSW., et leur mort du côté NW., les Peupliers sont tous uniformément couchés vers le SE. : les rameaux qui se dirigeaient vers le NW. ont été desséchés et seuls ceux du SE. persistent (voir schéma, p. 235 et phot. 90.)

---

[1] La salure de l'air intervient-elle, comme l'a observé M. Devaux ? Ce n'est pas impossible, mais je n'oserais l'affirmer.

IV. — Comparaison du climat du littoral de la Belgique avec celui du littoral de l'Europe occidentale moyenne.

L'exposé que nous venons de faire du climat du littoral de notre pays resterait incomplet si nous n'y ajoutions quelques données sur le climat des littoraux qui continuent le nôtre vers le NE. (Néerlande, Allemagne, Danemark) et vers le SW. (France). En effet, il est intéressant de savoir jusqu'où, dans les deux sens, les conditions climatiques restent assez semblables à celles du littoral belge, pour que les habitants de nos dunes, de nos schorres et de notre plaine alluviale puissent s'étendre vers le NE. et vers le SW. C'est là une question que nous aurons à nous poser très souvent quand nous tenterons de rechercher l'origine de notre flore littorale et alluviale. Comme nous aurons aussi à nous demander, à propos de nombreuses espèces, si celles-ci ne nous sont pas arrivées de l'E., j'ai cru utile de comparer également notre littoral à celui de la Baltique, dans sa partie méridionale. C'est pourquoi le tableau *G* porte aussi les observations relatives à Memel.

Le tableau *G* et les graphiques correspondants ont été extrêmement longs à dresser. J'avais espéré que la connaissance du climat permettrait de comprendre certaines des particularités de la flore littorale; j'ai été profondément déçu et regrette maintenant le temps que ma femme et moi avons consacré à dépouiller les annuaires météorologiques et à calculer des moyennes. Pourtant je reste convaincu que si on connaissait le climat, tel qu'il intéresse la végétation, et non tel qu'il intéresse les météorologistes, nous arriverions à mieux pénétrer la géographie botanique. Le tableau *G* et les graphiques sont donc destinés dans mon esprit à montrer combien sont grandes les lacunes des observations météorolo-

TABLE

Climat de l'

STATIONS	TEMPÉRATURE MAXIMUM Moyenne. — Année.	Moyenne. — Été.	Moyenne. — Avril.	TEMPÉRATURE MINIMUM Moyenne. — Année.	Moyenne. — Hiver.	Minimum absolu. — Hiver.	Moyenne. — Mai.	Minimum absolu. — Ma
1891								
Saint-Mathieu	14,5	20,1	13,5	7,5	2,1	− 5,5	7,6	3,6
Dunkerque	11,3	18,6	8,8	6,3	−0,5	−13,5	7,0	3,5
Paris	16,0	22,4	13,9	4,8	−2,2	−13,5	7,7[3]	3,3
Uccle	12,3	20,5	11,0	4,4	−2,2	−16,2	7,1	1,0
Flessingue								
Helder								
Maastricht								
Borkum	10,1	18,0	7,5	5,4	−2,5	−12,8	7,9	2,6
Wilhelmshaven	10,7	19,1	7,8	4,6	−3,2	−15,0	7,5	0,2
Keitum	9,8	18,3	7,3	5,1	−2,7	−12,0	7,2	2,9
Fanö	9,7	18.2	7,4	4,5	−3,0	−14,0	6,5	2,4
Vestervig	9,3	17,6	6,6	4,4	−3,1	−14,0	6,1	1,8
Skagen	10,7	18,6	7,5	5,3	−1,8	− 7,0	6,3	2,0
Memel	9,7	10,2	9,0	3,6?	−4,8	−18,2	6,4	−0,3
1892								
Saint-Mathieu	15,5	20,9	15,7	7,9	4,7	− 3,5	8,7	3,0
Dunkerque	11,8	18,1	9,01	7,4	1,9	− 6,0	9,8	5,0
Paris	15,6	23,3	16,8	6,1	0,5	−10,1	8,1	−1,3
Uccle	13,3	21,0	13,6	5,0	−0,9	−10,7	7,7	−1,5
Flessingue	11,5	18,5	11,9	7,5	1,5	− 7,0	8,8	1,7
Helder	10,5	17,0	8,7	6,2	0,2	− 7,2	8,7	1,9
Maastricht	14,6	22,9	14,5	5,9	−0,3	−12,0	9,5	0,4
Borkum	10,4	17,4	8,4	6,3	−0,1	−11,7	8,4	1,8
Wilhelmshaven	11,3	18,5	10,0	4,9	−1,2	−13,0	7,2	0,1
Keitum	10,1	17,4	8,8	5,2	−0,9	−10,9	7,4	−0,1
Fanö	10,4	17,7	9,0	4,9	−1,1	− 9,0	6,6	0,1
Vestervig	9,2	16,1	7,5	4,3	−1,3	− 8,8	6,0	0,0
Skagen	10,0	17,8	8,2	4,7	−2,1	− 9,6	5,7	0.4
Memel	9,2	18,1	6,4	3,5?	−3,9?	−22,5	5,8	0,6

occidentale.

Jours de rand froid.		Jours de grande chaleur. > 25°	GELÉES		HUMIDITÉ MOYENNE			NÉBULOSITÉ à 12 ou 14 heures en été.	PLUIE		
- 5°	<-10°		Dates de la dernière.	Dates de la première.	Année.	Printemps.	Été.		Année.	Printemps.	Été.
3	0	12	20 III	19 XII	82	78	88	5,8	849,5	102,0	195,5
26	2	5	24 III	31 X	85	82	84	7,7	434,8	78,7	247,3
30	9	19	18 IV	30 X	75	66	78	6,5	544,0	128,8	225,3
27	15	15	2 IV	29 X	81	78	79	7,5	682,2	132,7	222,9
25	3	1	24 III	9 XI							
25	4	0	24 III	8 XI							
21	21	20	2 IV	29 X							
24	6	3	4 IV	8 XI	86	84	81	6,4	601,0	135,0	271,1
					85	78	80	6,6	623,2	111,6	317,7
29	4	2	6 IV	5 XI	84	78	78	6,0	645,3	85,7	325,5
21	10	2	6 IV	28 X	87	81	83	5,7	559,0	93,4	274,2
30	4	3	7 IV	5 XI	85	80	80	5,3	702,2	97,9	315,2
18	0	6	7 IV	22 XI	84	79	80	4,7	611,1	85,6	322,5
55	20	17	7 V	29 X	80	71	75,5	6,3	424,0	30,3	246,2
0	0	15	11 III	26 XII	81	80	85	6,9	844,2	78,7	146,3
3	0	6	13 III	21 XI	90	84	88	8,0	553,2	29,2	207,2
20	1	50	8 V	19 X	71	53	63	5,5	592,2	21,0	165,5
24	2	25	7 V	19 X	78	65	76	7,2	715,3	55,3	286,4
5	0	6	14 III	26 XI	83	67	76	5,5	435,8	18,9	187,3
12	0	3	15 III	26 XI	83	76	80	4,2	648,6	43,2	220,7
18	3	49	20 IV	19 X	75	63	70	5,3	532,0	55,3	220,1
11	1	5	15 III	20 XI	87	82	83	5,7	796,4	75,4	319,3
					83	74	80	6,4	685,8	68,4	234,3
15	2	6	6 V	18 XI	82	74	78	5,8	645,8	50,3	226,1
18	0	6	16 IV	26 X	85	78	80	5,4	601,8	63,1	211,8
21	0	0	6 V	3 XI	84	79	80	5,5	703,3	71,5	230,6
23	0	3	20 IV	23 XI	83	79	81	5,4	614,3	42,6	259,1
39?	20	5	19 IV	21 X	83	77	78	5,6	483,8	65,1	215,6

TABLE

STATIONS	TEMPÉRATURE MAXIMUM			TEMPÉRATURE MINIMUM				
	Moyenne. — Année.	Moyenne. — Été.	Moyenne. — Avril.	Moyenne. — Année.	Moyenne. — Hiver.	Minimum absolu. — Hiver.	Moyenne. — Mai.	Minimum absolu. —
1893								
Brest	17,6	23,9	21,5	9,4	5,0	– 5,8	11,0	7,6
Dunkerque	12,8	19,0	12,0	8,2	2,1	– 7,5	11,2	7,5
Paris	16,0	19,6	22,1	6,4	0,0	–17,0	8,5	2,0
Uccle	13,9	21,7	18,0	5,3	–1,2	–15,7	8,33	1,0
Flessingue	12,5	19,1	15,7	7,5	0,7	– 8,8	9,8	4,3
Helder	11,3	18,0	10,4	7,2	0,4	–12,2	10,1	5,9
Maastricht	14,6	22,9	17,7	5,8	–0,8	–15,8	9,7	1,3
Borkum	11,2	18,4	11,0	6,6	–0,2	–10,1	9,1	5,7
Wilhelmshaven	11,6	19,0	11,8	5,3	–1,5	–14,8	7,9	3,6
Keitum	10,4	18,6	10,1	5,4	–1,8	–15.4	8,1	3,4
Fanö	11,0	19,1	11,2	4,9	–2,7	–16,5	7,4	2,0
Vestervig	9,5	17,4	9.4	3,9	–3,9	–19,9	6,2	0,7
Skagen	10,0	18,8	10,0	4,1	–3,5	–16 8	7,1	1,2
Memel	8,6	18,8	5,5	2,7	–8,2	–27,7	6,4	–0,5
1894								
Brest	15,9	20,0	16,2	9,3	5,2	–11	?	?
Dunkerque	12,6	17,8	13,5	8,2	3,3	–12	8,6	5,0
Paris	15,4	22,1	18,5	6,7	1.4	–13,8	7,0	2,2
Uccle	13,4	19,8	17,1	5,7	0,6	–14,0	6,0	1,2
Flessingue	12,3	17,9	14,8	8,0	2,4	–12,0	8,9	5,6
Helder	11,2	16,7	12,4	7,4	1,8	–14,4	8,6	4,0
Maastricht	14,3	21,0	17,9	6,5	–0,1	–13,0	8,3	3,3
Borkum	11,4	18,6	13,5	7,2	1,4	–15,2	8,3	2,2
Wilhelmshaven	11,9	18,5	14,2	6,0	0,7	–16,3	7,6	0,8
Keitum	11,1	17,6	12,8	6,6	1,1	–11,1	8,1	3,1
Fanö	12,0	18,3	14,3	6,2	0,4	– 7,7	7,1	2,6
Vestervig	10,9	17,5	12,1	5,5	0,5	– 9,3	5,6	1,8
Skagen	11,1	18,9	9,6	5,6	0,3	– 7,8	6,3	2,5
Memel	10,4	18,4	13,5	5,1	–1,1	–17,6	7,4	1,5

(suite).

Jours de grand froid.		Jours de grande chaleur. > 25°	GELÉES		HUMIDITÉ MOYENNE			NÉBULOSITÉ à 12 ou 14 heures en été.	PLUIE		
< -5°	< -10°		Dates de la dernière.	Dates de la première.	Année.	Printemps.	Été.		Année.	Printemps.	Été.
1	0	48	7 I	29 XII	76	67	71	5,6	1051,7	19,0	404,1
9	0	7	6 II	12 XI	91	91	91	7,7	?	33,7	204,4
10	2	54	15 IV	25 X	69	50	62	5,3	520,7	47,3	175,3
19	5	36	12 IV	31 X	77	62	74	7,6	678,6	26,7	267,3
15	0	10	16 IV	6 XI	79	69	75	5,0	490,9	33,6	209,7
11	4	3	1 III	14 XI	82	77	76	3,5	712,7	12,5	256,9
17	9	37	18 IV	1 XI	76	62	72	5,4	619,4	31,9	197,0
18	1	4	18 III	9 XI	85	79	80,5	6,1	746,4	47,6	280,0
		9	18 IV	9 XI	81	74	78,2	6,5	693,2	42,1	322,3
34	7	7	18 III	7 XI	82	74	76	5,7	683,0	31,1	242,5
25	8	11	31 III	7 XI	83	75	78	5,7	710,4	33,7	306,6
19	13	4	17 IV	6 XI	85	77	80	6,3	600,7	41,3	228,8
23	16	6	18 IV	7 XI	81	76	78	5,6	534,3	31,8	244,7
67	45	8	4 V	7 XI	81	71,5	76	5,3	601,1	20,8	192,1
1	1	3	21 II	4 XII	82	?	82	6,2	1168,1	325,0	292,8
2	2	1	22 II	4 XII	93	88	88	7,1	644,8	66,7	300,8
10	2	30	1 III	18 X	73	60	69	6,5	507,2	79,0	231,4
13	2	17	19 III	17 X	80	68	81	8,2	844,1	73,9	370,2
2	2	5	23 II	28 XI	83	75	81	6,0	635,4	63,1	330,6
3	2	2	19 III	28 XI	83	79	80	4,5	622,7	119,7	345,0
7	3	20	23 III	24 XI	77	66	75	6,7	589,0	65,0	289,1
5	1	3	24 II	27 XI	82	76	76	6,3	762,4	44,7	385,9
7	3	3	21 III	26 XI	82	75	81	7,1	657,2	85,5	254,5
7	1	1	18 III	5 XII	84	77	79	5,8	670,7	95,8	255,4
6	0	8	19 III	16 X	84	79	81	6,1	761,4	88,4	359,5
11	0	6	18 III	16 X	84	82	80	5,8	681,7	113,0	227,8
7	0	9	18 III	19 X	82	81	78	4,6	557,5	64,0	200,6
18	10	5	29 III	17 X	82	71	78	5,8	605,7	68,9	293,4

TABLE

STATIONS	TEMPÉRATURE MAXIMUM			TEMPÉRATURE MINIMUM				
	Moyenne. — Année.	Moyenne. — Été.	Moyenne. — Avril	Moyenne. — Année.	Moyenne. — Hiver.	Minimum absolu. — Hiver.	Moyenne. — Mai.	Minimum absolu. —
1895								
Brest	16,1	23,1	14,9	8,3	2,6	- 8,8	9,5	4,8
Dunkerque. . . .	11,9	19,4	10,2	7,1	0,5	- 12,5	9,1	4,5
Paris	15,0	24,5	16,6	5,6	- 1,5	- 15,4	8,6	2.7
Uccle	13,1	22,2	14,2	4,6	- 2,6	- 18,3	7,4	1,4
Flessingue . . .	12,0	19.9	11,1	7,0	0,1	- 13,6	8,9	4,6
Helder	10,7	18,1	9,4	6,6	- 0,5	- 11,7	8,8	5,1
Maastricht. . . .	14,1	23,4	15.3	5,9	- 1,9	- 18,2	8,8	3,8
Borkum	10,8	18,7	10,6	6,6	- 0,5	- 10,5	8,6	5,5
Wilhelmshaven . .	11,5	20,1	12,1	5,0	- 2,0	- 15,8	8,1	4,5
Keitum.	11,0	19,6	11,6	5,3	- 2,3	- 14,5	8,4	3,9
Fanö	11,0	19,1	11,6	4,9	- 3,0	- 18,0	8,3	4,8
Vestervig	9,7	17.4	10,0	4,0	- 3,7	- 19,2	7,4	4,2
Skagen	10,5	19,4	8,9	4,8	- 2,4	- 15,0	9,0	5,0
Memel	10,1	19,2	8,9	4,5	- 4,8	- 20,4	9,4	4,2
1896								
Brest	16,2	21,3	15,9	8,8	5,8	- 3,2	9,3	2,6
Dunkerque. . . .	12,3	19,0	10,9	7,9	3,5	- 4,5	9,4	6,0
Paris	14,6	22,4	14,5	6,1	2,1	- 8,4	6,9	2,1
Uccle	13,3	22,1	12,2	5,4	0,9	- 11,6	6,0	0,5
Flessingue. . . .	12,1	19,5	10,5	7,4	2,1	- 6,5	9,0	6,8
Helder	11,3	18.3	11,8	7,2	1,7	- 6,2	8,3	5,8
Maastricht. . . .	14,0	22.5	12,6	5,4	2,5	- 10,0	7,6	4,1
Borkum	11,0	18,9	8,6	6,9	1,1	- 7,5	8,4	5,4
Wilhelmshaven . .	11,6	18,5	9,5	5,5	0,1	- 7,8	7,0	2,0
Keitum.	11,7?	20,0	8,4	6,5?	0,6	- 5,2	8,0	4,2
Fanö	11,6	19,9	9,2	6,1	0.7	- 6,0	7,2	3,3
Vestervig	10,8	18,6	8,0	5,2	- 0,2	- 8,1	6,2	1,9
Skagen	11,3	19,9	8,7	5,8	0,1	- 6,0	7,8	2,6
Memel	10,4	20,6	6,5	4,3	- 3,5	- 20,4	6,0	1,1

(*suite*).

Jours de grand froid.		Jours de grande chaleur. > 25°	GELÉES		HUMIDITÉ MOYENNE			NÉBULOSITÉ à 12 ou 14 heures en été.	PLUIE		
< -5°	<-10°		Dates de la dernière.	Dates de la première.	Année.	Printemps.	Été.		Année.	Printemps.	Été.
5	0	40	4 III	6 I-96	79	75	76	4,7	670,3	49,6	175,0
11	5	7	11 III	26 XI	84	84	81	6,0	429,4	47,1	158,5
13	17	53	5 IV	20 X	72	63	63	4,7	488,3	88,0	169,0
18	9	33	14 IV	24 X	80	75	73	6,8	718,6	85,0	284,8
15	6	1	11 III	23 XI	83	79	78	4,5	519,4	50,4	168,7
12	3	7	1 IV	26 XI	83	82	79	3,9	776,4	40,6	207,2
13	20	58	8 IV	28 X	77	70	69	5,2	576,5	77,2	204,2
17	3	7	15 III	21 XI	86	84,5	81	5,1	719,8	51,1	268,5
25	10	8	14 IV	24 X	85	81	82	6,3	677,4	57,2	287,7
25	12	6	5 IV	21 XI	88?	84	82	6,3	645,1	55,4	264,1
16	18	7	5 IV	23 X	86	82	82	5,8	736,8	64,3	317,5
27	18	1	13 IV	23 X	87	82	82	5,6	758,6	84,2	311,8
21	9	4	5 IV	27 X	82	83	77	5,3	628,9	67,4	268,3
50	19	8	18 IV	22 XI	83	72	79	6,2	691,8	49,2	254,7
0	0	23	25 II	27 XI	81	70	80	5,9	657,1	22,0	234,2
0	0	4	26 II	24 XI	84	81	81	6,8	557,1	25,9	238,6
4	0	30	16 IV	24 X	74	58	67	6,5	646,7	27,0	282,6
6	1	23	16 IV	5 XI	82	76	79	7,9	763,4	60,4	303,0
3	0	6	26 II	5 XI	82	77	76	6,0	557,7	34,4	282,2
2	0	1	20 III	7 XI	81	78	75	4,8	653,4	40,3	253,0
7	0	25	3 IV	5 XI	78	71	72	6,5	595,6	36,2	210,6
3	0	11	15 III	18 XI	83	81,5	76	6,3	666,3	44,6	330,2
5	0	12	20 III	5 XI	86	83	83	6,6	676,5	52,8	403,3
2	0	13	16 III	18 XI	85	83	77	6,2	608,1	43,4	240,8
2	0	19	3 IV	9 XI	85	81	79	5,6	702,0	51,7	301,8
7	0	14	24 IV	9 XI	86	83	82	6,0	629,9	46,7	223,3
3	0	15	3 IV	4 XI	82	80	78	5,1	623,8	59,4	290,1
43	19	28	9 IV	5 XI	83	78	75	6,0	559,3	54,3	227,5

TABLEA

STATIONS	TEMPÉRATURE MAXIMUM			TEMPÉRATURE MINIMUM				
	Moyenne. — Année.	Moyenne. — Été.	Moyenne. — Avril.	Moyenne. — Année.	Moyenne. — Hiver.	Minimum absolu. — Hiver.	Moyenne. — Mai.	Minimum absolu. — Mai.
1897								
Brest	16,4	22,1	14,0	9,5	5,9	- 2,0	8,8	4,0
Dunkerque . . .	12,6	18,7	11,1	8,0	3,3	- 5,0	8,5	3,0
Paris	15,3	22,4	14,7	6,9	2,8	- 6,8	7,1	0,0
Uccle	14,0	21,6	13,2	5,9	1,2	- 6,7	6,7	-0,4
Flessingue. . . .	12,2	19,2	10,8	8,3	1,3	- 6,1	9,0	3,9
Helder	10,8	18,1	9,0	7,1	1,1	- 5,4	8,4	2,5
Maastricht	14,2	22,6	12,9	6,3	1,5	- 5,7	7,7	0,3
Borkum.	10,7	18,6	9,7	6,4	0,0	- 7,7	8,5	3,2
Wilhelmshaven . .	11,0	19,3	9,6	5,3	-0,7	-10,5	7,6	1,1
Keitum.	11,3	19,8	9,6	6,1	-0,3	-11,0	8,6	3,2
Fanö	11,1	19,6	10,5	5,5	-1,4	-13,7	7,6	1,8
Vestervig	10,0	18,5	8,4	4,3	-2,8	-17,0	5,9	1,6
Skagen	10,5	19,9	8,1	5,2	-1,9	-14,0	7,6	2,4
Memel	10,3	20,1	9,9	4,4	-4,9	-18,7	9,0	3,2
1898								
Brest	16,7	23,3	14,7	8,9	5,1	- 1,4	9,2	4,8
Dunkerque. . . .	13,1	19,1	11,8	8,5	3,6	- 3,5	9,0	5,0
Paris	15,0	23,1	16,9	6,5	1,0	- 8,2	8,4	2,1
Uccle	14,4	22,2	14,2	6,0	1,1	- 6,2	7,2	2,5
Flessingue. . . .	12,4	18,8	11,1	?	?	- 3,4		7,0
Helder	11,9	18,3	9,7	7,5	2,7	- 4,3	8,3	5,6
Maastricht. . . .	14,3	22,4	13,6	?	?	- 5,2	8,8	4,9
Borkum	11,2	18,0	9,3	7,4	2,6	- 1,9	8,2	5,8
Wilhelmshaven . .	11,3	18,6	9,5	6,3	1,8	- 4,5	6,9	3,0
Keitum.	11,2	18,1	8,8	6,7	1,9	- 2,5	7,6	4,0
Fanö	11,2	18,2	9,3	6,4	1,5	- 4,3	7,3	3,3
Vestervig	10,4	17,0	8,2	5,2	0,3	- 8,0	5,9	2,8
Skagen	10,5	17,6	7,8	5,7	0,7	- 6,6	6,2	3,0
Memel	10,0	18,4	7,5	5,1	-1,4	-13,7	8,9	5,7

(*suite*).

Jours de grand froid.		Jours de grande chaleur. > 25°	GELÉES		HUMIDITÉ MOYENNE			NÉBULOSITÉ à 12 ou 14 heures en été.	PLUIE		
< -5°	< -10°		Dates de la dernière.	Dates de la première.	Année.	Printemps.	Été.		Année.	Printemps.	Été.
0	0	23	24 I	23 XII	83	81	79	6,2	811,6	151,5	237,2
0	0	6	17 II	23 XI	82	79	81	7,2	547,3	61,8	259,4
4	0	29	13 V	7 X	77	67	69	6,4	636,9	130,0	265,2
6	0	25	14 V	7 X	84	78	82	7,6	690,2	107,7	340,6
2	0	3	18 II	3 XI	81	76	76	5,1	505,8	85,1	240,9
1	0	2	28 III	5 XI	81	81	76	4,2	615,8	95,9	240,1
3	0	34	6 IV	8 X	80	74	78	5,8	527,5	104,5	269,4
7	0	9	18 II	11 XI	85	79	78	5,5	645,2	103,1	282,3
19	1	8	6 IV	5 XI	84	77	80	6,2	646,3	123,2	276,6
14	1	15	14 III	9 XI	88	83	83	6,0	732,0	123,3	314,9
12	2	23	5 IV	11 XI	86	80	81	5,6	655,0	59,7	255,3
16	11	10	8 IV	11 XI	87	83	82	6,0	785,9	98,4	359,6
17	5	10	8 IV	8 XI	83	80	77	4,5	613,4	89,9	250,7
56	30	10	6 IV	8 X	85	81	78	6,2	744,3	184,5	256,1
0	0	36	14 I	23 XII	83	68	76	4,8	635,0	128,1	130,2
0	0	9	21 III	22 XII	83	81	82	5,4	428,3	103,6	108,6
8	0	42	6 IV	2 XI	72	64	67	4,7	531,1	122,2	191,3
2	0	31	2 IV	20 XI	84	80	78	7,7	548,7	107,3	173,4
0	0	8	23 II	21 X	?	76	75	4,4	451,9	82,0	153,4
0	0	7	29 III	20 X	80	75	75	4,8	709,5	135,4	212,4
5	0	33	6 IV	11 X	78	70	72	5,7	478,1	95,6	167,7
0	0	10	24 III	24 XI	85	83	77	5,4	606,4	100,1	223,8
0	0	7	6 IV	21 X	85	82	80	6,2	651,6	133,7	168,5
0	0	5	25 III	23 XI	89	88	86	7,0	693,5	118,4	211,7
0	0	9	26 III	23 XI	85	81	80	5,7	527,5	74,2	165,0
8	0	4	24 IV	24 XI	?	80	81	5,8	754,9	109,9	292,9
2	0	0	21 IV	23 XI	84	81	82	5,7	629,6	87,9	207,7
17	3	9	17 IV	14 X	84	77	80	6,1	739,5	138,0	326,8

TABLE

STATIONS	TEMPÉRATURE MAXIMUM			TEMPÉRATURE MINIMUM				
	Moyenne. — Année.	Moyenne. — Été.	Moyenne. — Avril.	Moyenne. — Année.	Moyenne. — Hiver.	Minimum absolu. — Hiver.	Moyenne. — Mai.	Minimum absolu. —
1899								
Brest	17,6	24,0	14,3	9,1	5,4	– 3,0	8,6	4,8
Dunkerque	13,9	19,9	11,2	8,5	4,1	– 4,0	9,1	5,0
Paris	16,8	24,4	14,5	6,5	2,5	– 9,1	7,3	1,1
Uccle	14,9	22,5	12,7	5,8	0,4	– 7,7	6,6	0,9
Flessingue	?			?				
Helder	12,6	18,8	9,9	6,8	2,6	– 7,5	7,5	4,5
Maastricht	15,0	22,7	12,9	7,1	2,4	– 6,3	8,3	2,2
Borkum	12,1	18,5	9,2	8,9	2,8	– 4,6	8,3	4,3
Wilhelmshaven	12,2	18,8	10,3	6,4	1,4	– 5,8	7,8	0,7
Keitum	12,0	18,8	9,7	7,2	2,0	– 8,6	8,1	3,2
Fanö	12,0	19,2	8,7	6,6	1,4	– 8,8	7,4	0,2
Vestervig	11,4	18,0	8,1	5,7	0,9	–13,0	5,9	0,3
Skagen	11,7	19,9	8,2	6,0	–0,3	– 8,2	6,7	0,8
Memel	10,7	18,4	8,3	5,4	–0,9	–16,8	6,9	–0,3
1900								
Brest	16,3	22,3	16,5	8,4	3,9	– 5,6	8,5	3,8
Dunkerque	13,2	20,2	11,1	7,7	1,6	–11,0	8,7	4,5
Paris	15,5	24,4	15,8	6,9	2,1	–10,9	6,9	1,2
Uccle	14,0	22,8	13,3	5,2	–0,8	–15,7	6,1	–0,5
Flessingue	?	19,9	10,5	?	?	?	8,8	4,6
Helder	11,7	19,1	8,7	6,9	0,2	– 7,8	8,2	4,0
Maastricht	14,1	22,6	13,1	6,4	0,0	–12,9	7,9	2,3
Borkum	11,4	19,5	9,7	6,9	–0,2	– 9,6	6,2	0,4
Wilhelmshaven	11,1	19,4	9,2	5,5	–1,2	–12,5	6,9	1,2
Keitum	10,8	19,7	7,6	5,9	–1,5	–12,3	7,2	1,4
Fanö	10,2	19,0	6,8	5,0	–2,0	– 9,6	5,8	0,3
Vestervig	9,6	18,4	6,6	4,0	–3,1	–14,3	5,1	–0,5
Skagen	9,6	18,6	6,5	5,1	–2,6	–11,0	6,0	1,3
Memel	9,1	19,5	6,7	3,9	–4,1	–19,6	4,9	–2,4

(suite).

Jours de grand froid.		Jours de grande chaleur. > 25°	GELÉES		HUMIDITÉ MOYENNE			NÉBULOSITÉ à 12 ou 14 heures en été.	PLUIE		
< -5°	< -10°		Dates de la dernière.	Dates de la première.	Année.	Printemps.	Été.		Année.	Printemps.	Été.
0	0	47	24 III	10 XII	80	78	75	5,6	649,2	85,3	184,9
0	0	12	25 III	8 XII	85	81	86	4,3	401,1	133,7	79,0
8	0	56	23 IV	10 X	67	63	61	4,8	398,3	59,6	139,4
11	0	35	23 IV	17 XI	82	81	77	6,9	639,9	168,0	250,2
?	?	?	24 III	8 XII	80	79	74	4,3	441,2	116,2	186,3
1	0	2	13 IV	8 XII	79	79	75	4,4	612,9	112,9	217,6
3	0	39	26 III	9 X	77	75	71	5,3	504,9	113,7	191,8
0	0	5	25 III	8 XII	85	84	80	5,3	653,9	113,3	267,9
2	0	6	23 IV	21 XI	84	79	83	5,9	637,8	148,0	223,6
8	0	7	1 IV	7 XII	87	86	83	6,2	699,3	75,6	287,9
10	0	9	1 IV	21 XI	84	80	79	5,6	669,3	72,7	190,0
9	5	7	14 IV	21 XI	81	78	77	2,9	647,5	83,9	167,7
8	0	16	1 IV	7 XII	81	77	77	4,2	535,8	99,4	145,6
24	2	12	2 V	26 X	82	76	76	5,9	704,7	90,4	205,6
1	0	30	9 II	3 I 01	83,8	80	81,5	5,9	717,7	91	144,5
10	1	16	5 III	4 I 01	88,8	85	88		567,1	40,7	188,7
2	9	39	2 IV	23 X	75,5	64	70	4,3	480,1	52,2	140,3
15	7	30	20 V	20 X	83,6	75,3	81,7	6,7	582,2	81,1	232,3
8	0	14	19 III	24 XII	82	76	77	4,4	446,1	38,3	143,8
11	0	7	3 IV	23 XII	85	77	81	4,8	696,7	85,5	262,6
16	4	36	3 IV	8 XII	80	69	77	5,4	606,6	59,9	285,4
2	0	10	28 III	8 XII	81	70	74	5,4	530,4	72,9	178,4
16	0	10	3 IV	5 XI	86	77	85	6,2	639,3	54,4	312,9
20	2	17	3 IV	8 XII	87	83	83	6,1	654,4	61,8	252,8
22	0	6	4 IV	5 XI	86	80	81	5,1	615,3	94,0	181,0
25	4	11	10 V	20 X	?	78	77	4,1	712,5	67,4	213,1
21	4	1	5 IV	25 XI	?	80	82	5,7	658,4	79,0	268,5
45	[illegible]	8	15 V	20 XI	83	76	75	5,3	617,2	44,9	256,0

TABLEA

STATIONS	TEMPÉRATURE MAXIMUM			TEMPÉRATURE MINIMUM				
	Moyenne. — Année.	Moyenne. — Été.	Moyenne. — Avril.	Moyenne. — Année.	Moyenne. — Hiver.	Minimum absolu. — Hiver.	Moyenne. — Mai.	Minimum absolu. — Mai.
1901								
Brest	16,4	22,5	14,4	8	3,5	- 8	8,7	5
Dunkerque . . .	12,7	19,2	13,2	7	1,8	- 8,5	8,5	4,5
Paris	15,2	24	16,2	6,2	0,6	-11,2	8,6	2,2
Uccle	13,7	23,0	14,3	5,0	-1,8	-15,0	7,1	1,3
Flessingue . . .	12,5	19,8	11,4	7,5	1,2	- 9,3	8,9	6,0
Helder	12,3	19,4	11,3	7,0	0,5	-10,0	8,5	5,8
Maastricht. . . .	14,4	23,5	14,9	6,1	-0,6	-14,6	8,5	3,6
Borkun.	11,3	18,9	11,0	7,0	0,0	-10,1	8,7	3,8
Wilhelmshaven . .	11,3	19,2	11,4	5,6	-1,4	-11,3	8,1	3,8
Keitum.	11,6	19,8	10,2	6,6	-0,5	- 8,5	8,6	5,0
Fanö	11,1	18,9	9,2	5,5	-1,5	-12,7	7,7	4,7
Vestervig	11,5	19,5	9,8	5,0	-1,4	-11,0	7,3	4,2
Skagen	10,8	19,3	7,7	5,5	-0,8	- 6,6	8,4	5,1
Memel	10,5	18,1	8,4	4,2	-3,9	-19,6	7,8	-0,7

giques plutôt qu'à définir réellement le climat du littoral NW. de l'Europe.

Les nombres du tableau *G* (pp. 238 et suiv.) sont empruntés aux *Annales du bureau central météorologique de France*, au *Meteorologisch Jaarboek* (Néerlande), au *Deutsches meteorologisches Jahrbuch* et au *Meteorologisk Aarbog* (Danemark).

Les principales données météorologiques sont aussi représentées par des graphiques. (Voir diagrammes 2, 3, 4.)

La position des diverses stations est indiquée (en abrégé) sur les cartes d'Europe annexées au présent travail.

Pour les années 1891 et 1892, Brest est remplacé par la Pointe-Saint-Mathieu, située à une vingtaine de kilomètres à l'W. de Brest.

Rappelons ce qui a été dit à la page 208. L'année commence le fin).

Jours de grand froid.		Jours de grande chaleur. > 25°	GELÉES		HUMIDITÉ MOYENNE			NÉBULOSITÉ à 12 ou 14 heures en été.	PLUIE		
< -5°	<-10°		Dates de la dernière.	Dates de la première.	Année.	Printemps.	Été.		Année.	Printemps.	Été.
2	0	33	29 III	7 XI	79,8	76	78	6	544,6	113,6	143,6
7	0	4	29 III	4 XI	85	80	82	4,7	362,3	67,3	129,2
11	3	38	29 III	2 XI	76,3	66	70	5,1	435,9	76,2	177,9
14	4	38	30 III	4 XI	82,2	73,8	66,3	6,4	597,7	66,4	210,9
9	0	7	29 III	5 XII	81	77	75	4,3	479,1	69,0	216,3
18	0	3	6 IV	5 XII	82	79	78	5,0	587,6	82,6	193,8
10	8	48	30 III	3 XI	78	70	73	5,3	549,2	66,0	189,5
15	0	4	30 III	5 XII	80	74	74	5,4	508,2	73,6	151,1
23	5	3	6 IV	4 XI	85	78	82	6,2	558,7	86,5	199,1
17	0	11	30 III	4 XII	87	83	83	6,6	541,2	86,6	195,1
26	1	7	31 III	1 XI	85	82	80	5,5	660,9	97,9	225,7
21	5	15	17 IV	31 X	85	85	79	4,2	596,2	112,3	180,5
18	0	13	17 IV	13 XI	86	85	82	5,2	464,6	101,0	142,2
40	23	23	7 V	5 XI	82	71	75	5,4	747,4	56,0	204,6

1er décembre, pour finir le 30 novembre; 1891 signifie donc : du 1er décembre 1890 au 30 novembre 1891. — Hiver signifie : décembre, janvier, février, mars. Printemps = avril, mai. Été = juin, juillet, août, septembre. Automne = octobre, novembre.

Afin de rendre plus facile la comparaison des climats littoraux avec ceux de l'intérieur, le tableau porte aussi les indications relatives à trois stations continentales : Paris, Uccle et Maestricht.

Une lacune fort regrettable se remarque immédiatement dans le tableau : il n'y a aucune indication pour le littoral belge. Pour suppléer jusqu'à un certain point à l'absence d'une station météorologique sur notre côte, le tableau mentionne les observations faites à Dunkerque et à Flessingue, à quelques kilomètres au SW. et au NE. des frontières de la Belgique.

Parmi les éléments du climat qui intéressent la géobotanique, c'est la température et la pluie qui sont le plus soigneusement observées par les météorologistes. Il est donc tout naturel que les renseignements thermométriques et pluviométriques soient les plus détaillés dans nos tableaux. Les observations de la vitesse d'évaporation et du nombre d'heures de soleil, qui seraient si importantes pour nous, n'ont pas été faites et sont remplacées par l'humidité relative et par la nébulosité. J'ai cru inutile d'introduire dans le tableau les indications relatives au vent; qu'il suffise de dire que partout sur les côtes les tempêtes sont plus fréquentes qu'à l'intérieur.

Température.

En règle générale, la température varie moins sur le littoral qu'à l'intérieur : les hivers sont moins froids, les étés sont moins chauds. En d'autres termes, le minimum moyen de l'hiver est moins bas sur le littoral qu'à l'intérieur, et le minimum moyen de l'été est moins élevé.

Si nous comparons maintenant entre elles les stations littorales, nous voyons que Brest est notablement différent des stations échelonnées le long de la mer du Nord, de Dunkerque à Skagen, et que Memel (sur la Baltique) s'écarte assez sensiblement des stations de la mer du Nord. Brest a nettement un climat méridional, beaucoup plus chaud en toute saison. Memel est plus continental que les stations de la mer du Nord; ses étés sont un peu plus chauds; ses hivers sont beaucoup plus froids.

Au point de vue thermique, on peut donc grouper les stations littorales en trois catégories :

a) Brest sur l'océan Atlantique;

b) Les localités de la Manche et de la mer du Nord;

c) Memel, sur la Baltique.

Si, au lieu d'apprécier l'hiver et l'été par les minima et le maxima moyens, nous jugeons de ces saisons par le nombre de jours de grand froid (minimum absolu inférieur à — 5° et à — 10°) et par le nombre des jours de grande chaleur (maximum absolu supérieur à 25°), nous arrivons à des conclusions analogues : Brest a le plus de jours de forte chaleur et le moins de jours de froid; Memel a généralement plus de journées chaudes et toujours beaucoup plus de journées très froides que les stations de la mer du Nord; celles-ci ne sont pas très différentes entre elles; pourtant on constate ici, mieux que pour les minima et les maxima moyens, que la température baisse assez régulièrement de Dunkerque à Skagen.

Les graphiques D, E, F, G (voir les diagrammes hors texte, 2 et 3,) traduisent de façon plus évidente ces différences.

Comme chacun le sait, la douceur du climat de l'Europe occidentale n'est pas seulement due au voisinage du vaste régulateur constitué par l'Atlantique, mais surtout à l'échauffement des côtes par le Gulfstream, qui nous apporte les eaux chaudes du golfe du Mexique et de la mer des Antilles. L'action de ce courant tiède se fait naturellement sentir en hiver beaucoup plus qu'en été. C'est ce que montre la carte 7 : isothermes de janvier et isothermes de juillet, en Europe. Quand on compare cette carte aux graphiques D et E, il ne faut pas perdre de vue que la carte représente les isothermes, c'est-à-dire la moyenne entre les minima et les maxima, tandis que les graphiques donnent les minima pour l'hiver, et les maxima pour l'été. Or, on sait que la marche des maxima n'est pas toujours parallèle à celle des minima. De plus, sur la carte, les températures sont ramenées au niveau de la mer.

Un coup d'œil jeté sur cette carte fait voir aussitôt que les conditions thermiques de l'hiver sont assez semblables depuis le Pas-de-Calais, et même depuis le Cotentin jusque vers le milieu du littoral occidental de la Norvège, mais très dissemblables de celles de la Baltique. En été, la relation est tout autre : la température moyenne est la même depuis le Cotentin jusqu'en Belgique et le long de la Baltique méridionale, mais il fait moins chaud dans le Danemark et en Norvège.

Ces notions n'acquerront toute leur importance que lorsque nous étudierons l'origine de notre flore littorale.

Une autre donnée importante pour nous est celle de la longueur relative de l'hiver et de l'été. Si nous comparons les temps qui s'écoulent dans chaque station entre la dernière gelée du printemps et la première gelée de l'automne, nous voyons que ce temps diminue graduellement de Brest à Skagen, et qu'il est en général encore plus court à Memel. (Voir diagramme 3, graphique H).

N'oublions pas pourtant qu'il s'agit ici des gelées des météorologistes, c'est-à-dire des moments où la température de l'air descend au-dessous de 0°, tandis que l'observation la plus intéressante pour nous serait celle des gelées blanches (voir p. 210.)

Le tableau *G* contient encore un autre renseignement thermique. Il est important de savoir à quel moment de l'année la température devient assez douce pour que la végétation se réveille, et surtout de savoir si des gelées ne surviennent plus après que le printemps a commencé. C'est pour permettre la comparaison des diverses stations à ce point de vue que le tableau renseigne le maximum moyen d'avril, le minimum moyen de mai et le minimum absolu de mai. Ces données sont reprises sur les graphiques D et E du diagramme 2. Ce n'est guère qu'à Memel et dans les localités continentales qu'il y a des gelées (température de l'*air* inférieure à °/₀) à craindre en mai.

Nébulosité, pluie, humidité.

Enfin le tableau donne les observations relatives à la nébulosité, à la quantité de pluie et à l'état hygrométrique de l'atmosphère pendant le jour.

La nébulosité ne présente rien de particulier.

La pluie offre généralement les mêmes caractères que sur le littoral de la Belgique : sécheresse relative du printemps. Le graphique I (diagramme 4), relatif à la pluie, est des plus démonstratifs : en moyenne, la ligne qui représente la pluie du printemps n'arrive pas à un sixième de la hauteur de la ligne qui représente la quantité annuelle de pluie. Brest a des pluies d'été remarquablement pauvres alors que la quantité annuelle est très forte. Ailleurs la quantité estivale d'eau tombée est assez notable.

La carte 5 indique la distribution de la pluie en Europe. Une carte plus récente, mais moins détaillée, d'après M. Seepan, se trouve dans Hann (*1906*, p. 264).

Quant à l'humidité relative du jour, elle est à peu près la même partout, et se maintient entre 74 et 83, sauf à Brest, où elle varie davantage (voir aussi le graphique J, du diagramme 4).

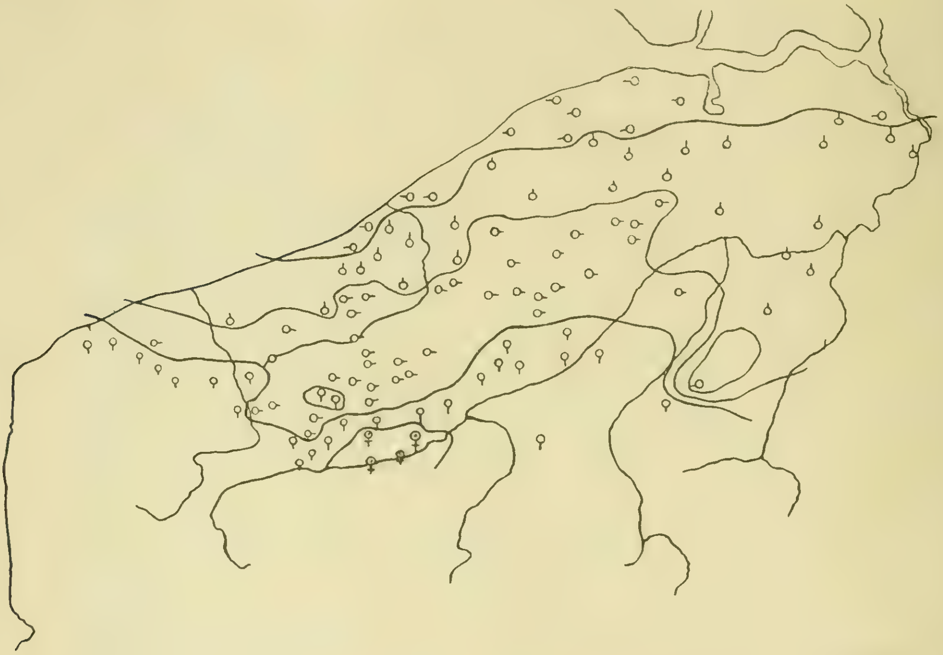
V. — Observations phénologiques.

On a pu s'assurer par les pages précédentes de l'imperfection regrettable des données météorologiques sur lesquelles est basée la connaissance du climat géobotanique. Aussi les botanistes ont-ils souvent essayé de remplacer les observations météorologiques par des observations phénologiques. Celles-ci consistent dans la détermination des dates auxquelles s'accomplissent les phénomènes de la vie végétale : feuillaison, floraison, maturation des fruits, etc. Il est certain que ces phénomènes sont sous la dépendance directe des conditions climatiques et que la comparaison des moments où un même phénomène s'accomplit en divers points renseignerait sur le climat de ces localités. Malheureusement les observations phénologiques ne sont pas faciles à faire et je ne pense pas que l'on possède suffisamment de renseignements vraiment irréprochables et méritant toute confiance (voir Bommer et Massart, *1904*).

Les cartes résumant les nombreuses observations qui ont été coordonnées par M. Hoffman (*1885*) et par M. Drude (*1896*, p. 465, et carte 4) ne sont pas suffisamment détaillées pour nous donner une idée de la phénologie du littoral. Il s'en dégage pourtant, me semble-t-il, cette notion générale, que dans la région qui borde la côte sur une largeur de 250 à 300 kilomètres, les phénomènes printaniers (feuillaison de *Fagus sylvatica* [Hêtre], floraison de *Prunus Padus* [Cerisier à grappes], de *Pyrus communis* [Poirier] et de *P. Malus* [Pommier]) sont en avance sur les contrées situées à l'intérieur des terres, à la même latitude.

Une carte qui nous intéresse plus particulièrement est celle qui est publiée par M. Blanchard (p. 20). Elle renseigne l'époque à laquelle se fait la moisson du Froment (*Triticum vulgare*) en Flandre. Le trait général le plus saillant, est au contraire l'inclinaison des courbes vers le Sud dans le voisinage de la mer. « La moisson dans la plaine maritime est plus tardive, à latitude égale, que dans l'intérieur; et cette différence s'accuse surtout vers le

Nord. Tandis que les communes sablonneuses de Somergem, Landegem, Nevele, Aeltre, moissonnent le blé du 5 au 15 août, les communes de l'embouchure de l'Yser, Slype, Westende, Coxyde,



La moisson du froment en Flandre.

Localités où la moisson a lieu ordinairement :

⚲ Avant le 5 Août | O- Du 5 au 15 Août
♀ Du 1er au 10 Août. | ♂ Du 10 au 20 Août
-O Du 15 au 30 Août.

Fig. 20. — D'après M. Blanchard.

même Ghyvelde et la région de Dunkerque, ne se mettent à l'œuvre qu'après le 15 ; la différence est d'au moins dix jours. Cela tient à ce que le printemps et l'été sont moins chauds dans la plaine maritime qu'à l'intérieur, et particulièrement les mois de mai et de juin, si décisifs pour la végétation en Flandre; la différence entre les deux régions est d'environ un degré pour chacun de ces mois. »

On voit donc que, pour M. Blanchard, la tardivité de la zone littorale tient à la moins grande chaleur des mois de mai et de juin. Cela est exact, ainsi que le tableau donné par M. Blanchard le montre, si on considère la température moyenne. Mais notre tableau *C* (pp. 216, 217) indique que si les maxima sont moins élevés, les minima sont, au contraire, plus élevés.

Ce n'est pas ici le lieu de discuter les données de la phénologie, ni surtout l'interprétation qui attribue le rôle unique à la température. J'admets volontiers que la chaleur puisse hâter les phénomènes de la végétation, mais nous savons que d'autres facteurs interviennent également. Citons seulement les expériences de M. Johansen, qui montrent l'importance des phénomènes qui se passent pendant le soi-disant repos hivernal, et les observations de M. Smith sur la croissance du Bambou à Ceylan : lorsqu'il fait sec, c'est la pluie qui influe sur la vitesse de croissance et non la température; au contraire, par les temps froids et humides, c'est uniquement la température qui est efficace.

§ 2. — Adaptation des végétaux au climat.

Après avoir essayé de définir le climat des districts littoraux et alluviaux, il nous reste à passer en revue les principales adaptations des plantes aux divers éléments météorologiques avec lesquels elles sont sans cesse en conflit.

I. — Répartition saisonnière de l'assimilation.

(*Voir diagramme 6.*)

La douceur de l'hiver et l'abondance de la pluie pendant cette saison font comprendre une particularité curieuse de la flore littorale : le grand nombre de plantes qui conservent leurs feuilles pendant l'hiver. Il y a même, surtout dans les dunes, des végétaux qui n'ont d'organes d'assimilation que pendant l'hiver et le printemps.

A) Telles sont, en premier lieu, beaucoup de plantes annuelles qui germent en automne, poussent pendant l'hiver en utilisant l'eau qui est alors abondante dans les couches superficielles du sol, et fleurissent au printemps ; citons *Phleum arenarium*, *Cerastium pumilum*, *C. semidecandrum*, *Arenaria serpyllifolia*, *Draba verna*, *Saxifraga tridactylites*, *Myosotis hispida*, etc. Le mode de végétation de ces plantes est représenté par le schéma A du diagramme 6. (Voir aussi phot. 74, 76, 167.)

B) Il y a aussi au moins une plante vivace qui se comporte de même : c'est *Ranunculus bulbosus*. Les feuilles apparaissent à la fin de septembre ; elles grandissent et leur nombre s'accroît tout l'hiver ; au printemps, la tige florifère se montre et les fleurs s'épanouissent ; déjà en juin les akènes sont murs. Aussitôt les feuilles se flétrissent et l'organisme reprend son repos estival. (Voir schéma B du diagramme 6, et phot. 72, 76, 170.)

C) Les plantes qui n'ont de feuilles que pendant les saisons froides et qui passent l'été en état de vie ralentie — par le moyen de graines ou de tubercules souterrains — rappellent des espèces qui sont répandues dans les bois de l'intérieur du pays et qui manquent presque entièrement, faute de stations ombragées, dans les régions qui nous occupent. Ce sont, par exemple, *Anemone nemorosa*, *Scilla non scripta*, *Convallaria majalis*. Ce groupe n'est guère représenté que par *Ornithogalum umbellatum*, *Listera ovata* et *Ranunculus Ficaria* : les feuilles sortent de terre au tout premier printemps, ou même déjà à la fin de l'hiver ; en mars, avril ou mai, les fleurs s'épanouissent ; en juin, les graines sont mûres et bientôt toute la vie se concentre dans les organes souterrains. (Schéma C du diagramme 6, et phot. 115.)

D) Tout autrement se conduisent des végétaux chez lesquels la verdure ne disparaît jamais, et qui ne possèdent pas non plus de tiges souterraines, ni d'organes épaissis pouvant servir de réservoir. Chez eux, les tiges traînent plus ou moins longuement sur le sol et portent en toute saison des feuilles vertes. Exemple : *Sedum acre*, *Glechoma hederaceum*, *Glaux maritima*, *Lysimachia Nummularia* (phot. 52), qui sont complètement herbacés ; *Thymus Serpyllum*, *Veronica Chamaedrys*, *V. officinalis*, *Atriplex portulacoides*, qui ont des tiges plus ou moins lignifiées. (Schéma D du diagramme 6, et phot. 102.)

Les *Callitriche*, les *Potamogeton*, *Ruppia marina* et quelques autres plantes aquatiques appartiennent aussi à cette catégorie : leur appareil assimilateur ne subit pas de réduction en automne.

E) Les plantes bisannuelles constituent une nouvelle catégorie de plantes dont l'assimilation se poursuit en hiver. La graine germe au printemps et donne le premier été une rosette de feuilles qui se maintiennent vertes jusqu'au printemps suivant. Puis la tige s'allonge et les fleurs se forment. Citons *Pastinaca sativa*, *Daucus Carota*, *Torilis Anthriscus*, *Cirsium lanceolatum*. (Schéma E du diagramme 6, et phot. 71, 75, 80.)

Trois plantes de ce groupe méritent une mention spéciale. *Veronica Anagallis* germe dans l'eau. Pendant la première année, ses feuilles sont submergées, très minces, brunes ou rouges. Au printemps suivant, la tige se dresse hors du liquide et forme des feuilles aériennes, puis des fleurs. — *Arabis hirsuta* se comporte tantôt comme bisannuel, mourant après la première floraison, tantôt comme vivace : dans ce cas, des rameaux naissent, après la floraison, à l'aisselle des feuilles de la rosette et fleurissent la troisième année. — *Anthyllis vulneraria* (voir phot. 79 *a*) est également à la limite des plantes bisannuelles et des vivaces. Il possède le premier été des feuilles imparipennées, étalées sur le sol. En automne apparaissent, à l'aisselle de ces feuilles, de nouvelles feuilles, serrées, par lesquelles débutent les rameaux florifères ; ces feuilles grandissent peu à peu pendant l'automne et l'hiver. Il n'est pas rare que cette espèce se conduise comme une plante vivace : après une première floraison, l'individu ne meurt pas, mais produit aussitôt, à l'aisselle des feuilles basilaires, de nouveaux rameaux tout de suite garnis de feuilles, qui fleuriront l'été suivant.

F) Il y a beaucoup de plantes dont la racine pivotante ressemble à celle des plantes annuelles ou bisannuelles, mais qui fleurissent beaucoup d'années de suite et dont les feuilles persistent d'une année à l'autre. Telles sont *Bellis perennis*, *Leontodon autumnalis*, *Hypochoeris radicata*, *Taraxacum officinale*. (Voir phot. 72.)

A ce même groupe se rattachent des espèces qui ne possèdent pas non plus de tiges souterraines (rhizomes, tubercules ou bulbes), mais dont les racines sont plus ou moins nombreuses; leurs feuilles sont également persistantes : *Corynephorus canescens*, *Plantago Coronopus*, *P. lanceolata*, *Luzula campestris*. (Schéma *F* du diagramme 6, et phot. 74, 78.)

Ces espèces n'ont pas de rameaux traçants, comme celles du groupe *D;* leur tige courte reste toujours au niveau du sol.

G) Jusqu'ici, nous n'avons examiné que des plantes vivaces, toujours vertes, chez lesquelles les tiges florifères naissent au milieu des feuilles, et qui ne possèdent pas de tiges souterraines. Plus nombreuses encore sont celles où des tiges dressées naissent chaque printemps sur les rhizomes cachés sous terre. Souvent, le rameau dressé ne porte la première année que des feuilles qui persistent pendant deux années au moins, et il ne fleurit que la dernière année : *Armeria maritima*, *Pyrola rotundifolia*. (Schéma *G* du diagramme 6, et phot. 105.)

Il existe naturellement toutes les transitions entre le groupe précédent et le groupe *G* : beaucoup de plantes ont un rhizome situé presque à fleur de terre et fort peu allongé; elles pouraient rentrer indifféremment dans l'un et dans l'autre groupe. Exemples : *Succisa pratensis*, *Carex Goodenoughii*, *Dactylis glomerata*, *Koeleria cristata*.

H) D'autres plantes vivaces donnent chaque année deux sortes de rameaux aériens, naissant les uns et les autres sur les rhizomes : au printemps, des rameaux abondamment pourvus de feuilles et de fleurs; à la fin de l'été, des rameaux plus courts, à feuillage serré, qui passent l'hiver, puis disparaissent au printemps. Exemples : *Galium Mollugo*, *Lamium album*, *Urtica dioica*, *Chrysanthemum Leucanthemum*, *Achillea Millefolium*. (Schéma *H* du diagramme 6, et phot. 78, 79 *b*.)

De ce groupe fait également partie *Euphorbia Paralias* (voir phot. 27), avec cette particularité que c'est sur les racines que naissent les bourgeons qui se développent, suivant les saisons, en rameaux purement assimilateurs, ou en rameaux à la fois assimilateurs et reproducteurs.

I) Il n'y a pas mal de plantes dont les feuilles semblent, au début de l'hiver, destinées à résister victorieusement au froid, mais meurent peu à peu pendant l'hiver, si celui-ci est un peu rigoureux (¹).

Il en est ainsi d'*Ammophila arenaria* (voir phot. 22 à 30), *Carex pseudo-Cyperus*, *Iris pseudo-Acorus*, *Silene nutans*, *Thalictrum minus*. (Schéma *I* du diagramme 6.)

Ces espèces font la transition vers celles que nous allons maintenant envisager, où l'appareil d'assimilation disparaît dès l'automne.

J) Ce sont d'abord des plantes annuelles estivales. Elles germent au printemps et fleurissent en été. Exemples : *Euphrasia officinalis*, *Hordeum maritimum*, *Juncus bufonius*, *Coronopus procumbens*, *Orobanche caryophyllacea* (voir phot. 78).

Ces plantes sont très rares sur les dunes arides ; elles sont rares dans les pannes, mais communes dans les polders, ce qui s'explique aisément par la rareté de l'eau dans les dunes pendant l'été.

Les plantes annuelles des alluvions marines (*Salicornia*, *Suaeda* [phot. 96, 102, 104, 106], *Lepturus*), et de la plage (*Cakile*, *Salsola*) [phot. 7, 8, 9] rentrent aussi dans ce groupe.

A première vue, il peut sembler étonnant que les cultures des pannes aient une flore composée en grande partie de plantes messicoles qui sont annuelles-estivales. Mais on ne doit pas perdre de vue que la plupart des champs sont labourés et mis en culture au printemps (Pommes de terre, Seigle) (voir phot. 59, 60) et que, par conséquent, il n'y a que les plantes annuelles germant au printemps qui puissent s'y installer : *Gnaphalium luteo-album*, *Polygonum Persicaria*, *Brassica nigra*.

Les cultures ne sont d'ailleurs établies que dans les endroits où l'humidité du sol reste suffisante en été. (Schéma *J* du diagramme 6.)

K) Cette catégorie est formée par les plantes vivaces sans rhizomes rampants, dont les feuilles se flétrissent en automne : *Parnassia palustris* (phot. 50), *Rumex Hydrolapathum*, etc. On peut y ajouter les arbres et les arbustes à feuilles caduques : *Hippophaës*

(¹) Nos observations ont été faites pendant l'hiver, très dur, de 1906-1907.

rhamnoides (phot. 80), *Rosa pimpinellifolia* (phot. 73), *Salix repens* (phot. 31 à 35), *Prunus spinosa*, etc. (Schéma *K* du diagramme 6.)

L) Enfin, le dernier groupe comprend les végétaux à tiges souterraines plus ou moins allongées, desquelles naissent chaque printemps des tiges dressées portant des feuilles et des fleurs, et mourant en automne.

Ces plantes sont rares sur les dunes (*Eryngium maritimum* [phot. 36]), plus nombreuses dans les pannes (*Lythrum Salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, les Orchidacées [phot. 51]), très communes dans les polders, aussi bien sur les digues et aux bords des fossés (*Ononis spinosa, Ulmaria palustris*, *Althaea officinalis*, *Chrysanthemum vulgare*) que dans les endroits marécageux et dans l'eau (*Typha angustifolia*, *Alisma Plantago*, *Scirpus lacustris* [phot. 139 à 149], *Valeriana officinalis*, *Hippuris vulgaris*). Presque toutes les plantes des alluvions fluviales appartiennent à cette catégorie (*Phragmites communis*, *Scirpus maritimus*, *S. triqueter* [phot. 112, et 115 à 120]. Il y a aussi dans cette catégorie l'une des plantes de la plage (*Arenaria peploides* [phot. 6)]. (Schéma L du diagramme 6.)

La répartition stationnelle des plantes vivaces à assimilation exclusivement estivale se comprend sans peine quand on envisage les conditions climatiques spéciales à chaque station. Sur les dunes, le sol est trop sec en été, tandis que les pluies abondantes de l'automne et la douceur de l'hiver permettent aux plantes de conserver leurs feuilles pendant une bonne partie de l'hiver; d'où, rareté de végétaux à assimilation uniquement estivale. — Dans les pannes, il y a d'assez nombreuses plantes de cette dernière catégorie qui ont pu s'installer et qui soutiennent la lutte contre les espèces à assimilation continue. — Dans les polders, les deux sortes de plantes coexistent. — Sur les alluvions fluviales, les glaçons ballottés par le flux et le reflux coupent toutes les tiges : les quelques rares plantes à assimilation continue sont abritées par le fourré dense de *Phragmites* qui borde les alluvions (*Caltha palustris* [phot. 115], *Myosotis palustris*).

⁂

Si l'on comparait la flore des districts littoraux de la Belgique à celle d'un district nettement continental, par exemple l'Ardenne, je ne doute pas qu'on constaterait une notable différence au point de vue de la répartition saisonnière de l'assimilation : il y aurait plus de plantes à assimilation continue près de la mer, et plus de plantes à feuillage disparaissant à l'automne, dans l'Ardenne. Mais des statistiques de ce genre n'ont pas été dressées.

⁂

Les organes d'assimilation des végétaux aquatiques montrent plus nettement que celui des plantes terrestres, des adaptations contre la gelée. Chaque hiver, souvent à plusieurs reprises, une couche de glace se forme à la surface des eaux; lors de la débâcle, la croûte se fragmente et les glaçons détachés s'en vont à la dérive. Il est donc impossible que les végétaux conservent pendant l'hiver des feuilles flottantes ou émergées; elles seraient fatalement prises dans les glaces et arrachées. Aussi constate-t-on que les organes aériens se flétrissent sans exception en automne, et que la vie se retire dans les tiges enfouies au fond de la vase : *Sagittaria sagittifolia*, *Sparganium ramosum*, *Phalaris arundinacea*, *Eleocharis palustris*, *Scirpus lacustris*, *Naumburgia thyrsiflora* (phot. 135, 139, 142 à 149).

Les plantes à feuilles flottantes laissent également périr celles-ci : *Nymphaea alba*, *Limnanthemum nymphaeoides*, *Hydrocharis Morsus-Ranae* (phot. 137, 145, 146).

Chez *Nymphaea*, les feuilles meurent seules, jusqu'à leur point d'insertion sur les rhizomes, qui persistent. Chez *Limnanthemum*, les tiges étalées dans l'eau meurent également, tandis que les tiges engagées dans la vase se maintiennent. Chez *Hydrocharis*, toute la plante ancienne disparaît à la fois, aussi bien les racines que les tiges et les feuilles; la plante hiverne à l'aide de bourgeons spéciaux, les hibernacles, nés à l'extrémité de longs stolons, qui se détachent et tombent au fond de l'eau; ces hibernacles remontent à la surface en mai et développent aussitôt des feuilles. *Hydrocharis* est donc une de ces plantes vivaces, dont tous les organes sont transitoires et durent à peine quelques mois. Les Lemnacées, sauf *Lemna trisulca*, qui est toujours submergé, passent également l'hiver au fond de l'eau, pour ne reparaître à la surface qu'au printemps.

Quelques plantes aquatiques possèdent à la fois des feuilles flottantes et des feuilles submergées : *Nuphar luteum, Ranunculus aquatilis heterophyllus, Potamogeton natans*, etc. Les premières disparaissent en automne, tandis que celles qui sont protégées contre la gelée par une couche d'eau restent vertes pendant tout l'hiver.

Les végétaux complètement enfouis sous l'eau gardent souvent leurs organes d'assimilation pendant la saison froide : *Ruppia marina*, *Lemna trisulca*, *Littorella uniflora*, *Ranunculus foeniculaceus*. D'autres se réduisent à des hibernacles qui passent l'hiver au fond : *Utricularia vulgaris*, *Myriophyllum spicatum*.

⁂

Beaucoup de plantes très petites (Mousses, lichens, Schizophycées), qui ne peuvent pas exploiter la profondeur du sable et qui ne possèdent pas de réserves d'eau, ne fonctionnent que lors des pluies; elles n'ont de périodes prolongées d'activité qu'en automne, en hiver et au printemps, tandis qu'en été, elles ne manifestent leur vitalité que pendant quelques heures, de loin en loin. Nous aurons l'occasion d'y revenir à propos des adaptations contre la sécheresse.

II. — Absorption de chaleur par les feuilles hivernantes.

Quelques-unes des feuilles qui persistent en hiver se chargent de matières colorantes, ce qui d'après M. Stahl (*1896*) assure l'absorption de chaleur. Ainsi *Euphorbia Paralias* devient rouge, *Leontodon hirtus* se colore souvent en violet, les feuilles de *Pyrola rotundifolia* deviennent brunes entre les nervures.

III. — Position et protection des bourgeons hivernants.

M. Raunkiaer (*1905*) a attiré l'attention sur l'intérêt que présente l'étude de la position des bourgeons hivernants et de la façon dont ils sont protégés contre les intempéries; pourtant il exagère peut-être un peu quand il pense que ce sont les procédés d'hivernage qui impriment à une flore son cachet caractéristique [1]. Il distingue 4 catégories de plantes polycarpiques.

a) Les phanérophytes, à bourgeons situés sur des rameaux élevés; ce sont les arbres et les arbustes de grande taille. Les bourgeons hivernants ont une couverture d'écailles. Ils sont peu répandus sur le littoral, plus nombreux dans les polders, ce qui tient sans doute surtout au vent.

b) Les chaméphytes sont de petite taille; leurs bourgeons hivernants sont rapprochés du sol. *Thymus Serpyllum*, *Atriplex portulacoides* (phot. 102), *Glechoma hederaceum*, appartiennent à cette catégorie. *Calluna vulgaris* (phot. 166), *Salix repens* (phot. 31 à 35), *Hippophaës* (phot. 80, 174), *Cytisus scoparius* (phot. 169, 175), sont intermédiaires entre les chaméphytes et les phanérophytes. Les plus typiques de ces plantes, c'est-à-dire celles dont les rameaux sont cachés dans l'herbe, ont des bourgeons hivernants nus, simplement enveloppés des feuilles restées vertes : *Helianthemum Chamaecistus*, *Veronica Chamaedrys*, *Thymus Serpyllum*, *Atriplex portulacoides*, *Cerastium arvense*, *Sedum acre*, *Calluna vulgaris*.

c) Les hémicryptophytes ont leurs bourgeons hivernants placés au niveau du sol, ou bien, ce qui est plus commun, immédiatement en dessous.

Ces plantes sont les plus communes de toutes sur les digues et aux bords des fossés des polders : *Juncus glaucus*, *Arrhenatherum elatius*, *Carex vulpina*, *Urtica dioica*, *Ranunculus repens*, *Agrimonia Eupatoria*, *Plantago major*, *Artemisia vulgaris*. Elles sont tout aussi répandues sur les schorres : *Triglochin maritima* (phot. 103), *Atropis maritima* (phot. 102), *Armeria maritima* (phot. 105). Les hémicryptophytes ne sont pas rares non plus dans les pannes : *Brunella vulgaris*, *Viola canina*, *Centaurea Jacea*, *Succisa pratensis*. Mais sur les dunes, elles sont relativement rares : *Corynephorus canescens*, *Koeleria cristata*, *Erodium cicutarium*.

---

[1] Il définit la géographie botanique : « la science géographique qui cherche à caractériser la terre par son climat tel qu'il se manifeste dans l'adaptation des plantes aux saisons rigoureuses.

Ces différences dans la répartition tiennent sans doute à ce que l'argile compacte des polders et le sable fortement tassé des pannes ne permettent pas aux jeunes pousses souterraines d'arriver facilement à l'air; au contraire, dans les dunes, les plantes à bourgeons profonds et, par conséquent, bien protégés peuvent sans grande peine percer le sable meuble.

Presque toutes les plantes aquatiques pourvues de rhizomes ont leurs bourgeons situés tout près de la surface de la vase, au fond de l'eau : *Nymphaea*, *Alisma Plantago*, *Cicuta virosa*. Les rhizomes ne risquent pas d'être atteints par la gelée.

Le bourgeon hivernant de la plupart des plantes bisannuelles est situé immédiatement en dessous de la surface du sol. Les *Melilotus* seuls allongent déjà leur tige dès le premier été; ils sont donc chaméphytes, mais ils sont en même temps hémicryptophytes. *Anthyllis Vulneraria* produit dès le premier automne des feuilles sur ses rameaux florifères de l'année suivante. Toutes les autres plantes bisannuelles contractent en automne leur racine pivotante et attirent ainsi sous terre le bourgeon terminal : *Pastinaca sativa*, *Erodium cicutarium*, *Jasione montana*.

Les hémicryptophytes de M. Raunkiaer emploient des moyens variés pour placer leurs bourgeons hivernants au niveau du sol ou immédiatemement au-dessous de la surface. Parfois il y a des rhizomes horizontaux courant sur le sol ou légèrement souterrains : *Juncus maritimus* (phot. 108), *Nardus stricta*, *Polypodium vulgare*, ou bien la tige souterraine reste très courte et son sommet dressé se maintient au niveau du sol, grâce à la contraction qu'exercent les racines : *Parnassia palustris*, *Plantago major*, *Ranunculus bulbosus*, *Primula officinalis;* les plantes bisannuelles rentrent dans la même catégorie : *Erythraea pulchella*, *Cynoglossum officinale*, *Anthriscus vulgaris*. Beaucoup plus nombreuses sont les espèces dont les rhizomes plus ou moins traçants sont assez profonds, mais qui produisent avant l'hiver des rameaux dressés qui s'arrêtent au moment où ils vont atteindre la surface : *Saponaria officinalis* (phot. 77), *Thalictrum minus*, *Lysimachia vulgaris*. Enfin, à côté de ces plantes, dont les bourgeons hivernants viennent d'en bas, il en est aussi dont les tiges, d'abord aériennes, s'enracinent et finalement sont attirées dans la terre ; c'est ce qui se présente pour beaucoup de plantes à stolons aériens dont les bourgeons hivernants sont néanmoins placés sous la surface du sol : *Potentilla reptans*, *Hieracium Pilosella.*

d) Les cryptophytes possèdent des bourgeons souterrains disposés sur un rhizome, un tubercule ou un bulbe. La plupart des plantes marécageuses et des plantes habitant les eaux peu profondes appartiennent à ce groupe : *Hippuris vulgaris*, *Equisetum limosum* (phot. 135), *Solanum Dulcamara.* Il en est de même des habitants des alluvions fluviales, qui sont mises à nu deux fois chaque jour, à marée basse : *Scirpus maritimus*, *Phragmites communis*, *Petasites officinalis* (phot. 119). La position profonde des rhizomes et des bourgeons les défend contre la gelée en hiver, contre la dessiccation en été.

Nous venons de voir que sur les digues et dans les pannes, les cryptophytes sont relativement rares. Elles sont prédominantes sur les dunes sèches. Ici, il n'y a pas mal de végétaux qui possèdent à la fois des bourgeons profonds et des bourgeons situés à la surface (*Ammophila arenaria, Eryngium maritimum*, *Viola tricolor*). *Rosa pimpinellifolia* a même des bourgeons situés sur les rhizomes souterrains, et d'autres sur les rameaux ; il est donc à la fois chaméphyte et cryptophyte.

IV. — SORTIE DES POUSSES AÉRIENNES.

Toutes les plantes dont les pousses se forment sous terre doivent posséder des dispositifs permettant aux jeunes organes aériens de traverser la couche de terre, souvent épaisse et compacte, formée de grains coupants, qui les surmonte. Les procédés par lesquels les plantes se frayent un passage ne présentent rien de particulier dans les districts que nous étudions.

Parfois les jeunes feuilles passent simplement au milieu des feuilles anciennes. C'est ce qui se passe chez les *Plantago*, ainsi que chez la plupart des plantes bisannuelles.

Chez beaucoup d'espèces, c'est l'allongement des entrenœuds de la tige qui assure la sortie. Comme le sommet de la tige est formé de tissus très tendres et délicats, il est garni d'écailles qui se remplacent au fur et à mesure de la croissance de la tige. Il en est ainsi pour les *Equisetum*, les *Galium*, *Asparagus officinalis*, *Arenaria peploides*, *Hippuris vulgaris*, *Calystegia Soldanella*.

Ailleurs, les écailles ne sont pas simplement des organes de protection du point végétatif : elles s'allongent elles-mêmes plus ou moins et leur pointe dure et acérée perce efficacement le sable ou la vase : *Phragmites communis* (phot. 112), *Carex arenaria*, *Epipactis palustris*.

Plusieurs des plantes des deux catégories précédentes ne possèdent pas seulement des pousses dressées, elles ont en outre de longs rhizomes souterrains servant à la propagation végétative. Le sommet de ces rhizomes est également garni d'écailles: *Eryngium maritimum*, *Calystegia Soldanella*, *Rosa pimpinellifolia*, *Carex arenaria*, *Ammophila arenaria*, *Mentha aquatica*, *Phragmites communis*.

Il y a aussi des plantes dont les bourgeons souterrains portent des écailles qui s'allongent vers le haut jusqu'à ce que leur pointe soit arrivée à la lumière ; la tige ne commence à croître qu'à ce moment ; elle passe donc entre les écailles : *Juncus Leersii*, *Scirpus triqueter*, *Rumex Hydrolapathum*.

Chez *Ornithogalum umbellatum* et chez les *Triglochin*, les écailles restent assez courtes, et ce sont les feuilles qui creusent le puits vertical par lequel passera plus tard la hampe florale.

Enfin, quelques rares plantes, au lieu de présenter vers le haut la pointe de leur tige ou de leurs feuilles, repoussent la terre par un coude de la jeune tige (*Bryonia dioica*) ou des jeunes feuilles (*Ulmaria palustris*).

V. — Protection des jeunes feuilles contre les intempéries.

Dès que les jeunes feuilles sont exposées à l'air, soit après avoir percé la couche superficielle du sol, soit après s'être dégagées du bourgeon hivernant, elles sont exposées à de multiples causes de destruction : la sécheresse de l'air, la lumière trop vive, les gelées, le vent..., autant d'agents qui pourraient amener la mort prématurée des jeunes organes d'assimilation. Aussi les plantes possèdent-elles presque toujours, pour leurs jeunes organes, de multiples moyens de protection (Massart, *1903*, 3). Ces procédés n'ont rien de spécial dans les districts qui nous occupent : je me contente donc de renvoyer à la liste éthologique, où ils sont indiqués pour chaque espèce.

Il y a pourtant un mode de défense qui mérite une mention : c'est la production d'un écran rouge. La coloration est toujours nettement localisée aux portions les plus éclairées, et il arrive même assez souvent que les jeunes feuilles, étant dressées ou appliquées les unes contre les autres, n'exposent au soleil que leur bord; aussi est-ce lui seul qui est alors coloré : *Thymus Serpyllum, Leontodon autumnale*, *Scrophularia aquatica.* — Il y a d'assez nombreuses plantes dont la coloration est violette, plutôt que rouge : *Viola tricolor*, *Silene nutans.* Enfin, faisons encore remarquer qu'il y a de très grandes différences individuelles dans le développement de l'écran coloré ; ainsi chez *Jasione montana*, la plupart des individus ont les jeunes feuilles vertes, tandis que d'autres ont un épiderme nettement pourpre.

VI. — Adaptations contre les effets mécaniques du vent.

Nulle part ailleurs, si ce n'est peut-être sur les hautes montagnes, les plantes n'ont autant à souffrir du vent que dans les plaines littorales et alluviales, où les courants atmosphériques ne rencontrent ni reliefs du terrain ni forêts qui puissent les arrêter ou les ralentir. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que les végétaux y aient acquis de nombreuses adaptations contre le vent.

Nous avons déjà vu plus haut (p. 268) que le vent est un facteur géobotanique très important par la dessication qu'il fait subir aux feuilles les plus exposées à son action, c'est-à-dire à celle des arbres et des arbustes (voir phot. 40 à 42, 87 à 90, 154, 155, 164 et 173). Il est évident que les plantes de petite taille sont aussi, quoique dans une moindre mesure, menacées par son action desséchante; afin de ne pas scinder l'étude des adaptations contre la sécheresse, nous remettons à un autre chapitre tout ce qui est relatif à cette question, et nous ne nous occuperons ici que des adaptations à la force mécanique des courants aériens.

A. — *Action des plantes sur le dépôt du sable.*

La plante intervient jusqu'à un certain point dans la façon dont le sable est déposé ou enlevé par le vent ; en effet, elle agit comme un écran qui brise plus ou moins le vent et qui modifie par conséquent son action. Or l'on sait (voir des figures dans GERHARDT, p. 328) que les obstacles influencent différemment le dépôt du sable entraîné par le vent, suivant qu'ils sont impénétrables au vent, ou pénétrables et flexibles, ou pénétrables et rigides.

Immédiatement au-devant d'une barrière impénétrable, le sable est affouillé; mais plus en avant, à une distance variant avec la hauteur de l'obstacle, le sable se dépose.

Lorsque l'écran est isolé et pas très large, le vent passe sur ses côtés et le dépôt du sable se produit, non par devant lui, mais derrière lui. C'est de cette manière qu'agissent les grosses touffes denses de *Sambucus nigra,* par exemple à La Panne : le sol est creusé devant chaque plante, et une petite dune se forme derrière elle.

Quand l'écran est perméable au vent et flexible, par exemple une touffe de Graminacée, de *Cakile* ou de *Salsola,* les grains de sable glissent entre les feuilles et les rameaux et ne retombent que derrière la plante, sans enfouir notablement celle-ci. (Voir phot. 7 à 10.) Pourtant si la touffe a une grande étendue dans la direction du vent, des remous se produisent entre les rameaux, et du sable s'y dépose ; c'est ce qui se présente chez *Salix repens,* dont les buissons, plats et appliqués sur le sol, acquièrent toujours dans les dunes mobiles la forme d'une calotte de sphère. (Voir phot. 33 et 34.)

Enfin, lorsque l'obstacle opposé au vent est perméable, mais constitué par des rameaux rigides, le dépôt se fait également en avant, à l'intérieur et en arrière. Ainsi agissent les rameaux morts de *Hippophaës rhamnoides* qu'on fiche en terre sur les dunes en voie de destruction pour permettre au vent de rapporter du sable; plus tard, lorsqu'une petite couche de grains siliceux s'est déposée entre les épines, on y plante des *Ammophila arenaria.* (Voir phot. 14 et 28.)

B. — *Fixation des dunes par la végétation.*

Je n'ai pas l'intention d'exposer d'une façon détaillée les procédés par lesquels on fixe des dunes mobiles en y cultivant certaines plantes, notamment l'Oyat (*Ammophila arenaria*). On trouvera tous ces renseignements dans le livre très intéressant de M. Gerhardt. Je me contenterai de parler de la partie purement botanique de cette question.

Nous avons vu plus haut que les organes aériens des végétaux déterminent ou facilitent le dépôt des grains de sable transportés par l'air. Mais il est évident que le feuillage agit encore d'une autre façon : en brisant le vent, il empêche l'enlèvement du sable et il concourt ainsi de deux manières à assurer la fixité de la dune.

On est souvent tenté d'estimer trop bas la valeur des tiges et des feuilles comme brise-vents. Les gens du littoral savent combien cette action protectrice est efficace, et ils ont soin de garantir leurs champs fraîchement bêchés par des rameaux, même non feuillés, ou par des bouchons de paille. (Voir phot. 59 et 60.)

a) Feuilles en une rosette appliquée sur le sol. Chez beaucoup de plantes, les feuilles affectent une disposition qui est particulièrement bien adaptée à l'immobilisation du sable superficiel : elles sont étalées horizontalement et empêchent le vent de frapper le sol qu'elles couvrent. Une rosette de feuilles existe chez beaucoup de plantes annuelles hivernales, par exemple *Myosotis*, *Cerastium*, *Draba verna*, etc., — de plantes bisannuelles, par exemple *Jasione montana* (voir phot. 75 et 177), *Erodium cicutarium* (voir phot. 71), *Senecio Jacobaea*, etc., — et de plantes vivaces, par exemple *Taraxacum officinale* (voir phot. 72), *Ranunculus bulbosus* (*ibid.*), *Hypochoeris radicata*, *Plantago Coronopus*, *Hieracium umbellatum* (phot. 81), etc.

Il est à remarquer que toutes ces espèces gardent leurs feuilles en hiver, ou même qu'elles n'en possèdent que pendant cette saison; c'est alors que les tempêtes sont le plus nombreuses (voir tableau *E*, p. 223 ss. et fig. 18, p. 227) et le plus violentes, et que la plante doit se protéger le plus contre le danger d'être déracinée.

Chez beaucoup de végétaux, il y a plus que le simple étalement des feuilles sur le sable. Ces organes sont activement appliqués contre la surface par la turgescence. Dans les cellules de la face supérieure des feuilles, la pression est plus forte que dans celles de la face inférieure, de telle sorte que les feuilles sont pressées fortement contre le sol et qu'elles en suivent toutes les bosselures.

Quand on arrache la plante et qu'on met ainsi les feuilles en état de se déplacer librement, on les voit aussitôt se courber vers le bas (voir phot. 71 *a*, *b*). Ce phénomène est bien marqué chez *Erodium cicutarium*, *Sisymbrium Sophia*, *Ranunculus bulbosus*, et surtout chez *Anthriscus vulgaris*.

Malgré le contact intime des feuilles avec la surface du sable, il peut arriver que celui-ci soit enlevé par le vent. Cet accident est surtout à craindre si autour de la plante le sol est nu et se laisse donc facilement entamer; la plante finit alors par occuper le sommet d'une minuscule tour de sable, dont les bords éboulent par temps sec. A chaque chute de sable, les feuilles qui ne sont plus maintenues se recourbent vers le bas jusqu'à ce qu'elles soient de nouveau arrêtées par le sol. Lorsque tout le sable s'est ainsi successivement détaché de la plante, celle-ci reste toute seule, avec la racine hors de terre et les bases des feuilles collées contre la racine. (Voir phot. 71 *c*.)

Les mêmes espèces, qui sur le sable nu ont des feuilles élastiquement appliquées contre le sable, en une rosette rayonnante, dressent obliquement leurs feuilles quand elles vivent parmi une végétation touffue et assez élevée, par exemple dans les haies qui entourent les champs des pannes, dans les bosquets des dunes fixées, ou dans les buissons de *Salix repens* ou de *Hippophaës* des pannes. Dans ces conditions, il serait d'ailleurs inutile de protéger le sable contre l'érosion éolienne. Pourtant il ne faudrait pas croire que ces plantes ont la faculté d'accommoder directement leurs feuilles aux nécessités de la fixation du sable : ce n'est pas la sécheresse du sable, c'est-à-dire sa mobilité, et son humidité, c'est-à-dire sa stabilité, qui sont les excitants contre lesquels la plante réagit en collant ses feuilles contre le sable ou en les dressant.

C'est le degré d'éclairement qui est seul en cause; à une lumière intense, la turgescence de la face supérieure est beaucoup plus forte que celle de la face inférieure, et les feuilles sont poussées vers le bas jusqu'à ce qu'elles rencontrent un obstacle; à une lumière modérée, la différence de turgescence ne se produit pas, et la feuille répond exclusivement à son géotropisme et à son phototropisme, réflexes qui s'effacent devant la turgescence quand le végétal vit au plein soleil.

Il existe chez les plantes beaucoup d'autres dispositifs qui ont une fonction bien déterminée, mais dont la production constitue une réponse, non pas à un excitant relatif à la fonction, mais à un excitant d'une tout autre nature. Citons seulement la formation des archégones à la face inférieure du prothalle de Fougère. Cette position est très avantageuse, puisque les archégones y ont le plus de chances de rencontrer la goutte d'eau chargée de spermatozoïdes; pourtant ce n'est pas la présence de l'eau qui localise les archégones à la face inférieure, mais l'obscurité : on sait, en effet, que c'est toujours du côté le moins éclairé que naissent les organes femelles. De même chez les plantes des dunes, ce n'est pas la mobilité plus ou moins grande des grains de sable qui règle la position des feuilles, mais l'intensité de l'éclairement. Il résulte de cette réaction que des individus d'*Erodium* ou d'*Anthriscus vulgaris* qui se trouvent dans un fond humide, où il n'y a aucun danger de déchaussement, ont les feuilles encore plus énergiquement apprimées contre le sol, que ceux qui se trouvent sur du sable sec, sans cesse menacé d'être emporté, mais où l'absorption d'eau n'est pas suffisante pour assurer une forte turgescence.

Quelques Graminacées du groupe des Panicées, par exemple *Oplismenus Crus-Galli* et *Setaria viridis*, qui habitent les maigres moissons des pannes, font une rosette étalée sur le sol, à l'aide des entrenœuds inférieurs des chaumes. La tige primaire se ramifie aussitôt après la germination et les rameaux se couchent en rayonnant sur le sol.

Un phénomène analogue se remarque chez diverses Dicotylédonées (*Coronopus procumbens*, *Polygonum aviculare*) et même chez *Equisetum arvense*. Jamais je n'ai constaté que ces tiges couchées eussent des différences de turgescence sur les deux faces.

b) Mousses et lichens. Les Phanérogames ne sont pas les seuls végétaux dont les organes aériens forment un écran qui défend le sable contre les attaques du vent. Un rôle très important, plus grand même que celui que remplissent les plantes supérieures, est joué par des Mousses et même par certains lichens. Nulle part le sol n'est plus stable que dans les endroits où il porte un tapis de Mousses ou de lichens. Dans les dunes littorales, les principales espèces de Muscinées sont : *Tortula ruraliformis* (voir phot. 81), *Hypnum cupressiforme, Camptothecium lutescens* et *Brachythecium albicans.* Les deux premières espèces sont pourvues de rhizoïdes; les autres n'en ont jamais dans le sable. Pour *Camptothecium*, cette absence de rhizoïdes est d'autant plus curieuse que cette espèce en possède quand elle colonise les rochers; bien plus, quand une pierre ou un morceau de brique est tombé dans la dune, au voisinage d'une plaque de la Mousse, les rameaux qui touchent la pierre s'y attachent à l'aide de rhizoïdes. — Sur le sable à Cardium et les dunes internes, le *Tortula* est moins abondant et remplacé souvent par *Rhacomitrium canescens* (voir phot. 177), dont les gazonnements sont encore plus denses que ceux de *Tortula*. Aux Pleurocarpes citées plus haut s'ajoutent encore d'autres espèces formant des tapis serrés, notamment *Hylocomium triquetrum* (voir phot. 176.)

Parmi les lichens protecteurs du sable, on peut citer *Peltigera canina* et *Cladonia alcicornis*, qui sont abondants partout, et dont les larges plaques forment souvent un revêtement presque continu, et *Cladina sylvatica* (voir phot. 168), qui est localisé principalement sur le sable à Cardium et dont les gazonnements ressemblent à ceux des Mousses.

c) Organes souterrains qui fixent les grains de sable. Ce n'est pas uniquement en formant par les feuilles et leurs tiges un écran qui brise l'effort du vent, que les plantes fixent les dunes; leurs racines et leurs rhizomes jouent également un rôle fort important.

Un coup de bêche donné dans une dune fait voir aussitôt combien est serré le lacis des racines qui parcourent le sable en tous sens. (Voir phot. 22.) Presque toujours les racines sont très fines et fibreuses, non seulement chez les Graminacées et les Cypéracées, où cette structure est habituelle, mais aussi chez le *Salix repens*, les *Galium*, *Lotus corniculatus*, *Ononis repens* et beaucoup d'autres Dicotylédonées. Ces racines sont toujours très sinueuses, et l'on constate aisément que les racines latérales naissent sans exception sur la convexité des courbes décrites par la racine principale (voir Noll), ce qui augmente beaucoup l'efficacité de ces organes pour la rétention du sable.

Une autre particularité qui est en rapport avec la nécessité de maintenir le sable autour de la plante consiste dans la persistance des poils radicaux sur les parties déjà âgées de la racine. Le fait est très manifeste chez *Ammophila arenaria* et *Koeleria cristata* : les poils radicaux qui sont morts, et ne peuvent donc plus intervenir dans l'absorption, restent en place et continuent à retenir énergiquement les grains quartzeux.

Enfin, ajoutons que beaucoup de plantes ont des racines horizontales, restant près de la surface, par exemple *Salix repens* (phot. 33), ou bien des rhizomes qui courent au loin et qui portent de place en place des racines et des touffes de feuilles, par exemple *Carex arenaria*. (Voir phot. 35.)

Les dunes qui sont garnies d'une végétation dense échappent à la destruction par le vent, à moins qu'une percée ne soit opérée dans la couverture du sol. Ce sont le plus souvent les Lapins qui provoquent la ruine des monticules de sable : chacun des orifices de leurs terriers est un point faible où la dune est très attaquable; de plus, le sable, miné en tous sens, n'offre plus aucune résistance aux vents. (Voir phot. 45.)

C. — *Enfouissement et déchaussement.*

Dans toutes les stations, les plantes sont exposées à ce que le niveau du sol varie plus ou moins et à ce que leurs organes aériens soient, ou bien enfouis à une profondeur trop grande (lorsque de la terre a été apportée), ou bien placés dans une situation trop superficielle (lorsque de la terre a été enlevée). Mais alors que les végétaux qui habitent les sols stables — par exemple les sols limoneux ou argileux, ou même les sables fixés — ne subissent jamais que de légères variations de leur niveau souterrain, ceux des sables mobiles sont exposés aux dénivellations les plus étendues : tantôt une tempête recouvre les tiges et les feuilles d'un épais manteau de sable, tantôt elle creuse profondément le sol et met à nu les racines et les rhizomes. Aussi est-ce chez ces espèces que l'on peut le mieux étudier les mouvements d'ascension et de descente, grâce auxquels la plante se maintient à un niveau constant par rapport à la surface changeante du sol.

Certaines plantes peuvent indéfiniment monter et descendre, d'autres ne peuvent descendre que jusqu'au niveau primitif, c'est-à-dire jusqu'à l'endroit où la plante a germé, d'autres encore sont capables de descendre quand le sable est enlevé, mais non de monter quand du sable est apporté.

Nous étudierons ici quelques-uns des cas les plus typiques, en renvoyant pour les autres à la liste éthologique. Disons, d'ailleurs, qu'il est souvent très difficile, sinon impossible, de discerner par la simple observation par quels procédés les plantes s'élèvent ou s'abaissent pour suivre les dénivellations du sol, et qu'il faudrait pouvoir instituer, pour beaucoup d'entre elles, des expériences de contrôle. Celles-ci ne sont pas facilement réalisables dans les dunes. Un grand nombre ont été faites au Jardin botanique de Bruxelles, en 1902. (Voir Massart, *1903*, 1.) Celles qui sont relatives aux plantes des sables sont reprises dans la liste éthologique, qui reste, malgré cela, assez incomplète.

a) Ascension et descente indéfinies. Lorsqu'une graine de *Salix repens* germe sur le sable, les racines pénètrent dans le sol et les rameaux se dressent dans l'air. (Voir diagramme 7, Salix repens, 1.) Si, plus tard, du sable vient recouvrir la jeune plante, les rameaux entièrement ensevelis succombent; mais ceux dont le bout dépasse survivent à l'enfouissement (2) et forment aussitôt de nouvelles ramifications dans la partie aérienne. Lors d'un second enfouissement dans le sable (3), il y aura encore une fois mort des rameaux complètement obscurcis et persistance de ceux qui poussent leur pointe dans l'air. En même temps que de nombreux éventails de branches se produisent lors de chaque surélévation du niveau, des racines naissent sur les portions inférieures des rameaux survivants. Mais supposons qu'une tempête, soufflant d'une autre direction, enlève le sable superficiel. Qu'arrivera-t-il? Les portions des rameaux qui sont maintenant mises à nu après avoir été longtemps enfouies dans le sable se dessèchent et meurent (4); mais les bourgeons axillaires qui se trouvent au niveau actuel du sable, et qui étaient restés inactifs, se développent aussitôt, et il se forme donc de nouveaux éventails de branches. Le même phénomène peut se produire plusieurs fois de suite : à chaque abaissement du niveau, le *Salix repens* descendra de façon à rester toujours à la surface du sable. Mais un moment viendra où la dune aura été détruite plus bas que le niveau primitif : le *Salix* ne va pas encore périr; il a, en effet, la faculté de produire des drageons sur les racines (5).

On voit que le *Salix repens* peut s'accommoder exactement et rapidement aux dénivellations du sol. Les photographies 32 à 35 montrent comment la plante se tire d'affaire dans les diverses circonstances de la vie. Les photographies 33 à 35 représentent l'aspect habituel des buissons sur les dunes mobiles.

Dans les endroits très exposés, les modifications de forme de la dune sont parfois fort rapides. Il y avait à La Panne, près du kjökkenmödding, une dune qui avait été attaquée par le vent d'W et qui était percée d'outre en outre d'une longue tranchée. L'un des talus montrait les branches et les racines d'un *Salix repens* qui avait été surmonté d'une masse de sable ayant une épaisseur de 5 mètres. A partir du point où la germination avait eu lieu, et où l'on retrouvait nettement le contact de la tige et de la racine, il y avait sept étages d'éventails, dont les supérieurs seuls étaient dans l'air et garnis de feuilles; il y avait donc eu six fois de suite apport de sable par-dessus la plante. De leur côté, les racines avaient une longueur de 3 mètres, de telle sorte que la distance entre les feuilles et les jeunes racines était de 8 mètres.

Eh bien! une coupe faite à travers la partie la plus âgée de la tige ne montrait que douze couches concentriques.

Les Peupliers (*Populus monilifera* et *P. alba*), qui sont souvent plantés dans les dunes, se conduisent de la même façon que *Salix* *repens*. Il y a sur la bordure interne des dunes à Coxyde, des *Populus monilifera* qui sont enfouis sous une couche de sable de 12 mètres d'épaisseur et dont la tête seule dépasse (voir phot. 123).

Ononis repens, *Eryngium maritimum* (voir phot. 36) et *Euphorbia Paralias* (phot. 27) présentent à peu près les mêmes réactions que *Salix repens* : ascension par allongement des rameaux et localisation des bourgeons qui se développent; descente, d'abord par localisation des rameaux de plus en plus bas sur les branches enfouies, puis par drageonnement (formation de tiges sur les racines). Seulement, comme ces plantes sont beaucoup plus petites que *Salix*, elles ne peuvent supporter que des dénivellations faibles.

Les Mousses qui possèdent des rhizoïdes (par exemple *Tortula ruraliformis*) se conduisent exactement comme *Salix repens* : l'ensevelissement détermine la croissance des rameaux feuillés; le déchaussement, la naissance de nouveaux rameaux au niveau du sol; enfin des points végétatifs des tiges peuvent se former sur les rhizoïdes mis à nu.

Carex arenaria peut également monter et descendre indéfiniment avec la dune qu'il habite, mais ses mouvements se font par de tout autres procédés que chez *Salix repens*. Lorsque le jeune *Carex* germe sur le sable, il forme aussitôt un rhizome qui s'enfonce obliquement jusqu'à ce qu'il soit à 6-7 centimètres de profondeur; à partir d'ici, il croît horizontalement. Ce rhizome porte des écailles pointues et dures, disposées sur trois rangs. Grâce à ces écailles, le sommet du rhizome peut percer le sable sans écraser le point végétatif.

A chaque nœud naissent des racines. Quant aux bourgeons axillaires, les trois quarts d'entre eux restent latents. C'est seulement tous les quatre nœuds qu'un bourgeon se développe (phot. 35) : il forme un rameau dressé, qui porte d'abord des écailles; quand il a percé la couche de sable et arrive à la lumière, il donne quelques feuilles assimilatrices. (Voir diagramme 7, CAREX ARENARIA, 1.)

Quand la plante habite du sable à surface plane, le rhizome principal continue à croître horizontalement en produisant toujours, à chaque quatrième nœud, un rameau dressé. De temps en temps, il se ramifie. Le rhizome nouveau ne naît pas sur l'ancien, aux dépens d'un bourgeon latent, mais à la base de l'une des tiges dressées; sa direction fait un angle horizontal d'environ 40 à 50° avec celle du rhizome primitif. Lorsque les *Carex arenaria* ne sont pas trop nombreux, cette disposition se voit très nettement du dehors (voir phot. 35); mais s'ils sont très serrés et enchevêtrés, ils forment un tapis continu dans lequel les rameaux individuels ne peuvent plus être discernés. (Voir phot. 30, 56, 178 et 179.)

Quand beaucoup de sable est apporté par-dessus le niveau primitif, le rhizome cesse de croître et la tige dressée qui était en voie d'allongement monte jusqu'à la lumière; puis celui de ses bourgeons qui est à 6-7 centimètres au-dessous de la surface, se développe en un rhizome horizontal (2). Le même phénomène peut se répéter aussi souvent qu'il est nécessaire (3).

Quant à la descente, elle s'effectue par un moyen tout différent. Lorsque le sable superficiel est enlevé, la pointe du rhizome, au lieu de garder sa direction horizontale, s'infléchit vers le bas, et le rhizome s'allonge ainsi jusqu'à ce qu'il ait atteint la profondeur de 6 à 7 centimètres; puis il reprend sa croissance horizontale (4).

Il est exceptionnel que la surface du sable soit rigoureusement plane; le plus souvent, elle est bosselée dans tous les sens. Un même rhizome de *Carex* doit donc monter et descendre alternativement pour rester toujours à la même distance de la surface. Dans ce cas, l'ascension ne se produit pas par le développement des bourgeons qui restent d'ordinaire latents, mais par une inflexion de la pointe du rhizome horizontal, c'est-à-dire par un procédé analogue à celui qui amène la descente.

b) Ascension indéfinie; descente limitée. Alors que *Salix repens* et *Carex arenaria* peuvent monter et descendre indéfiniment, d'autres plantes n'ont pas la faculté de descendre plus bas que le niveau primitif. C'est le cas pour *Ammophila arenaria* et pour les autres Graminacées vivaces du sable : *Festuca rubra*, *Corynephorus canescens*, *Agropyrum div. sp.*, *Koeleria cristata*, etc.

Lors de la germination, la plante reste à peu près superficielle. (Voir diagr. 7, Ammophila arenaria, 1.) Si du sable est apporté, les entrenœuds, qui normalement seraient restés courts, s'allongent beaucoup et amènent le sommet des tiges jusqu'à la surface (2). C'est ici également que de nouveaux bourgeons se développent.

L'arrivée d'une seconde couche de sable provoque de nouveau un allongement énorme des entre-nœuds enfouis et la localisation superficielle des bourgeons (3). Si, plus tard, du sable est enlevé, les parties qui sont exposées aux vents se dessèchent et meurent, et des rameaux feuillés naissent près de la surface du sol (4). Mais si le creusement est trop profond et dépasse le niveau originel du sol, la Graminacée est fatalement condamnée, car elle n'a pas le moyen de se rajeunir par des rameaux surgissant des racines.

La photographie 22 montre les tiges verticales qui se sont allongées à travers les couches successives de sable. Sur les photographies 15, 17, 26 et 27, on voit le déchaussement de ces rameaux. Enfin, les photographies 12 et 24 montrent la production de rameaux feuillés sur la base, encore enterrée, des rameaux mis à nu.

La plupart des Graminées des sables donnent des rhizomes plus ou moins horizontaux qui suivent les inégalités de la surface du sable exactement comme ceux de *Carex arenaria*. D'autres, par exemple, *Corynephorus canescens* et *Koeleria cristata*, sont privées de ces tiges traçantes.

Beaucoup de Dicotylédonées se conduisent à peu près de la même façon que les Graminacées. Elles peuvent monter avec le sable, puis redescendre jusqu'au niveau primitif, ou jusqu'à un niveau légèrement inférieur, mais elles succombent lorsque le déchaussement est plus accentué. On peut citer *Pyrola rotundifolia*, *Lotus corniculatus*, *Galium verum*, *G. Mollugo* et surtout *Solanum Dulcamara* (voir phot. 37). Cette dernière espèce, grâce à la longueur de ses rameaux, peut surmonter même des ensevelissements épais et répétés.

A la même catégorie appartiennent encore les Mousses sans rhizoïdes, telles que *Hylocomium triquetrum*, *Camptothecium lutescens*, *Brachythecium albicans*.

c) Descente indéfinie; ascension impossible. Quelques rares espèces font partie de ce groupe. La plus caractéristique est *Hippophaës rhamnoïdes* (voir diagramme 7). Tout apport de sable lui est fatal (1A, 2A, 3A); mais le déchaussement n'a aucune suite pernicieuse puisque les racines drageonnent avec une facilité remarquable (1B, 2B). On rencontre fréquemment dans les dunes et dans les polders sablonneux des buissons de *Hippophaës* qui ont succombé à l'enfouissement (voir phot. 37 et 39), et ailleurs, aux endroits où du sable a été enlevé, des racines sur lesquelles de nombreuses tiges nouvelles sont dressées les unes à côté des autres, comme les dents d'un peigne.

D. — *Rigidité des organes aériens.*

Les tiges et les feuilles aériennes ont toutes besoin de se prémunir contre les efforts de flexion et d'arrachement exercés par le vent.

Ces adaptations mécaniques sont plus nécessaires dans les districts considérés qu'ils ne le sont ailleurs, puisque sur le littoral et sur la grande plaine alluviale, rien ne vient rompre la violence des tempêtes.

a) Rigidité due à la turgescence. — La solidité est parfois due uniquement à la turgescence. La pression des tissus internes et la tension des tissus périphériques détermine une rigidité très forte; seulement, il suffit que le liquide vienne à manquer pour que tout aussitôt les feuilles et les tiges se fanent et s'affaissent. Ce procédé ne peut donc être utilisé que par les espèces qui disposent d'une provision inépuisable d'eau. C'est le cas pour les plantes aquatiques : *Scirpus triqueter*, *Alisma Plantago*, *Hippuris vulgaris*, *Glyceria plicata*, *Sium erectum*, etc. Un dispositif identique se rencontre chez quelques plantes des pannes humides : *Parnassia palustris*, les Orchidacées, quelques Graminacées, telles que *Festuca elatior* (voir p. 280, fig. 21, J), *Arrhenatherum elatius* (fig. 21, N), *Agrostis alba* (fig. 21, O).

C'est également par la pression du suc cellulaire que les plantes des alluvions marines et de la plage maintiennent leur rigidité : beaucoup d'entre elles possèdent dans les feuilles ou les tiges une grosse masse de tissu aquifère, qui leur constitue une réserve d'eau pour les jours de sécheresse et qui en même temps procure la solidité aux organes aériens : *Salsola Kali* (fig. 22, A), *Salicornia herbacea* (fig. 22, C), *Plantago maritima* (fig. 22, E), *Atriplex portulacoides* (fig. 22, D), *Aster Tripolium* (fig. 22, H). D'autres plantes de lieux salés n'ont pas de cellules spécialisées en vue de l'accumula-

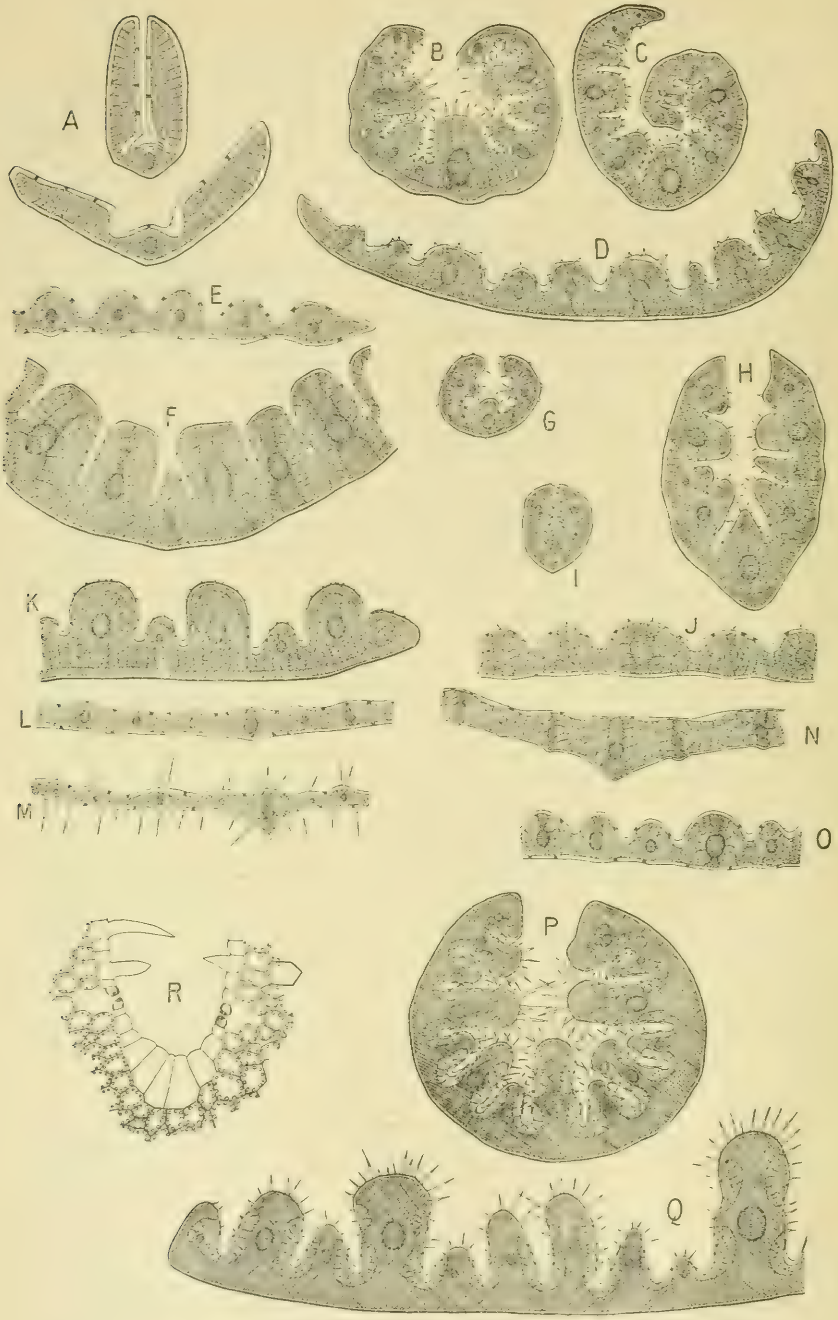


Fig. 21. — Coupes transversales de feuilles de Graminacées du littoral. (Les figures A à Q sont grossies 23 fois, la figure R 160 fois.)

Pour l'explication de la figure 21, voir p. 282.

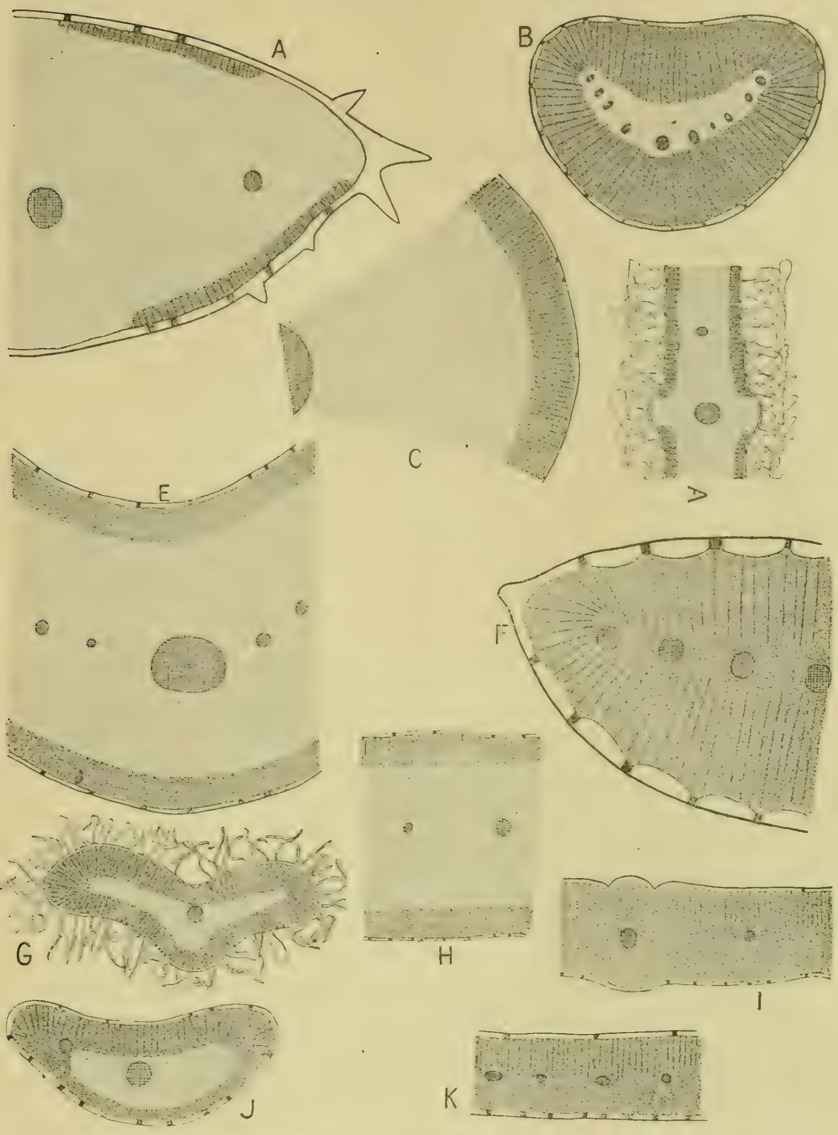


FIG. 22. — Coupes transversales de feuilles de plantes de la plage et du schorre. (Grossissement : 23.)

Légende des figures 21 et 22.

┴ *Épiderme avec stomate et poils*
▒ *Tissu assimilateur lâche*
▥ *Tissu assimilateur serré souvent palissadique*
● *Faisceau*
■ *Tissu mécanique*
□ *Tissu aquifère*

Pour l'explication de la figure 22, voir p. 282.

Explication de la figure 21.

A. *Atropis maritima*, fermé et ouvert.
B. *Agropyrum junceum*.
C. *Agropyrum pungens*.
D. *Agropyrum acutum*.
E. *Agropyrum repens*.
F. *Elymus arenarius*.
G. *Corynephorus canescens*.
H. *Festuca rubra*.
I. *Festuca ovina*.
J. *Festuca elatior*.
K. *Koeleria cristata*.
L. *Phleum arenarium*.
M. *Bromus tectorum*.
N. *Arrhenatherum elatius*.
O. *Agrostis alba*.
P. *Ammophila arenaria*, fermé. (Feuille assez petite.)
Q. *Ammophila arenaria*, ouvert. (Feuille moyenne.)
R. Fond d'un sillon de la face supérieure de la feuille d'*Ammophila arenaria*, montrant l'épiderme avec des cellules petites et des cellules bulliformes, deux stomates et des poils, et le tissu assimilateur vert.

Explication de la figure 22.

A. *Salsola Kali* : moitié d'une feuille.
B. *Suaeda maritima* : feuille.
C. *Salicornia herbacea* : tige.
D. (= ⊳ dans la figure) *Atriplex portulacoides* : feuille.
E. *Plantago maritima* : partie médiane d'une feuille.
F. *Arenaria peploides* : moitié d'une feuille.
G. *Artemisia maritima* : segment foliaire.
H. *Aster Tripolium* : partie de feuille.
I. *Glaux maritima* : partie médiane d'une feuille.
J. *Armeria maritima* : feuille.
K. *Statice Limonium* : partie de feuille.

tion de l'eau, et celle-ci est mise en réserve dans du tissu assimilateur : *Atropis maritima* (fig. 21, A), *Arenaria peploides* (fig. 22, F), *Armeria maritima* (fig. 22, I). Quelle que soit la nature des parenchymes dans lesquels se trouve la provision de sève, celle-ci est toujours fortement chargée de chlorure de sodium, et par cela même son évaporation est sensiblement ralentie.

b) Rigidité due à du tissu mécanique. — Alors que la solidité produite par la turgescence disparaît dès que la plante a soif, celle que détermine la présence de cellules à parois fortement épaissies, parfois lignifiées ou silicifiées, résiste au manque d'eau. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que les végétaux des endroits secs, tels que les dunes, doivent généralement leur rigidité à du tissu mécanique.

Ce que nous venons de dire s'applique surtout aux feuilles, car les tiges sont presque toujours pourvues de tissus résistants, même chez les plantes aquatiques, telles que *Scirpus lacustris* (phot. 143, 145), *Heleocharis palustris*, *Equisetum limosum* (phot. 135), *Alisma Plantago*, etc.; et il n'y a guère que les espèces de petite taille, ou entièrement submergées, dont les tiges manquent d'éléments à membrane épaissie : Lemnacées, *Nasturtium officinale*, *Apium nodiflorum*, *Potamogeton*, etc. Pour ce qui est des feuilles, le contraste est absolu entre les plantes des alluvions marines et celles des pannes, qui n'ont pas ou n'ont guère de tissu mécanique dans leurs feuilles, et celles des dunes sèches, où les parenchymes sont soutenus, et parfois même entourés presque complètement par du tissu mécanique : *Eryngium*, *Agropyrum junceum* (fig. 21, B), *Corynephorus canescens* (fig. 21, G), *Festuca ovina* (fig. 21, I), *Ammophila arenaria* (fig. 21, P, Q). On remarque que plusieurs de ces feuilles sont construites de telle façon que les cordons résistants forment des sortes de poutrelles qui traversent le tissu foliaire : *Agropyrum*, *Ammophila*, *Elymus*. Souvent aussi les cordons, isolés ou confluents, se trouvent placés vers la périphérie, c'est-à-dire là où ils sont le plus efficaces pour donner de la raideur aux organes : tantôt la feuille reste toujours enroulée sur elle-même (*Corynephorus* [fig. 21, G], *Festuca ovina* [fig. 21, I]), tantôt elle prend la forme cylindrique lorsque la transpiration est forte, ce qui correspond souvent à une grande vitesse du vent : *Festuca rubra* (fig. 21, H), *Elymus arenarius* (fig. 21, F), *Ammophila arenaria* (fig. 21, P, Q).

VII. — ADAPTATIONS CONTRE LA SÉCHERESSE.

La facilité plus ou moins grande avec laquelle les plantes peuvent se procurer de l'eau dans le sol et l'évaporer ensuite dans l'atmosphère est l'un des principaux facteurs de la géographie botanique.

L'importance prépondérante de l'eau tient à diverses causes :

a) C'est par l'intermédiaire de l'eau que les aliments minéraux pénètrent dans la plante, et tout ralentissement dans la circulation de la sève a pour effet immédiat d'affamer l'organisme;

b) Les cellules ne fonctionnent que lorsqu'elles sont gorgées de suc, et tout organe flétri est jusqu'à un certain point hors de service;

c) Pendant les fortes chaleurs, la transpiration intense enlève à la plante un grand nombre de calories et empêche ainsi que sa température n'atteigne un degré trop élevé.

Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que ce soit l'eau qui imprime à la flore d'une contrée son cachet le plus frappant. Lorsque l'eau est rare, la végétation, à la fois assoiffée et affamée, est rabougrie et raide; quand le liquide nourricier est abondant, les plantes deviennent grandes et le feuillage est large et souple.

Nous aurons l'occasion de revenir plus tard, en détail, sur les différences que présentent les sols au point de vue de la rétention de l'eau et de sa cession à la plante. Disons dès maintenant que les sables et les alluvions marines constituent des terrains physiologiquement secs, c'est-à-dire dans lesquels les poils radicaux ont de la peine à absorber l'eau. C'est donc dans ces stations que la flore présente les caractères xérophiles, tandis que dans les polders argileux et sur les alluvions fluviales, la sécheresse est tout à fait exceptionnelle.

Les principales adaptations contre la sécheresse sont : le développement pendant la saison humide, la faculté de se laisser dessécher impunément et de revivre dès que l'humidité revient, l'agrandissement de l'appareil d'absorption, la mise en réserve de l'eau absorbée pendant les moments d'abondance et, enfin, la limitation de la quantité de vapeur d'eau émise.

A. — *Croissance limitée à la saison humide.*

Nous avons déjà vu antérieurement (p. 256) que beaucoup de plantes annuelles des sables germent en automne et terminent leur existence à la fin du printemps, de manière à éviter complètement la saison sèche. Il en est de même de *Ranunculus bulbosus*. Un tel mode de vie n'est évidemment praticable que par des plantes de petite taille, qui n'ont pas trop à souffrir des tempêtes de l'hiver.

Une autre condition est encore indispensable : les plantes hivernales ne peuvent habiter que des sols fortement drainés, tels que les sables, où il n'y a pas d'eau stagnante se couvrant d'une croûte de glace; dans les polders argileux, à sol imperméable, ainsi que sur les alluvions marines et fluviales, la congélation de l'eau superficielle détruirait infailliblement les délicates plantes annuelles.

B. — *Indifférence à la dessiccation, et réviviscence.*

Il est une autre catégorie de végétaux qui ne vivent d'une vie active que pendant les moments où il y a de l'humidité : ce sont ceux qui exploitent la surface même du sable sur une épaisseur de 1 centimètre au maximum et ceux qui habitent l'écorce des arbres. Toutes ces plantes peuvent impunément se laisser dessécher d'une façon complète, ainsi que l'a montré M. Schröder. Elles passent alors à un état de vie très ralentie; dès que de l'eau leur revient, elles se remettent aussitôt à fonctionner.

a) Mousses des sables. — L'une des plus remarquables de ces plantes réviviscentes est une Mousse qui est très commune sur les sables bien fixés des dunes littorales et des polders sablonneux : *Tortula* (*Barbula* ou *Syntrichia*) *ruralis* var. *ruraliformis*. Pendant les pluies, les feuillées sont étalées et forment un tapis qui cache complètement le sable (phot 81). Dès que l'apport d'eau n'est plus suffisant, toutes les feuilles se recourbent vers le sommet de la tige. Sont-elles de nouveau humectées, les feuilles aussitôt se déplient et verdissent, et leur fonctionnement recommence. Lorsque les *Tortula* sont étalés, ils forment un magnifique tapis, aux teintes changeantes, qui suit toutes les ondulations de la dune. Au contraire, pendant les périodes de sécheresse, quand les Mousses sont refermées sur elles-mêmes, c'est à peine si l'on aperçoit sur le sable des points gris foncé, indiquant chacun la présence de la petite touffe de poils terminant les feuilles d'une tige de *Tortula*. La photographie 81 montre bien cette différence d'aspect : les Mousses étaient sèches, et l'on a simplement arrosé celles de la moitié droite de la photographie. On y voit aussi que l'eau ne doit pas venir d'au-dessus : le liquide qui s'est infiltré horizontalement à travers le sable et qui est allé mouiller de proche en proche les petites Mousses a aussitôt déterminé leur réviviscence. Entre le moment où les Mousses de droite ont été mouillées directement et celui où la photographie a été faite, il ne s'est pas écoulé deux minutes : ce temps a suffi pour que toutes les plantes arrosées se fussent largement épanouies, et même pour que les individus touchés par l'eau d'infiltration eussent déjà commencé leurs mouvements.

Dans les conditions ordinaires, ces Mousses restent étalées et, par conséquent, actives, pendant tout l'automne et l'hiver : les pluies sont alors assez rapprochées et l'évaporation est assez peu intense pour que le sable reste toujours imprégné d'eau à la surface. Pourtant, au mois de mars il arrive déjà fréquemment que le temps soit sec et que le sable perde son humidité : les rosées, souvent transformées en givre vers l'aurore, suffisent alors pour déterminer l'ouverture des *Tortula*, et chaque matin ceux-ci forment sur le sable d'élégantes étoiles blanches, serrées les unes contre les autres (phot. 75).

Au printemps et en été, la vie des *Tortula* est réduite aux heures où le sable reçoit la pluie ou la rosée. Lorsque plusieurs journées sèches se succèdent et qu'en même temps l'air est calme, les *Tortula* finissent par être chacun dans un petit entonnoir : chaque matin, lors de la condensation de la rosée, les feuilles s'étalent et repoussent à quelques millimètres de distance les grains de sable voisins. A peine la rosée est-elle évaporée que les feuilles se recroquevillent au-dessus du sommet de la tige. Ces mêmes mouvements se répétant chaque jour finissent par provoquer la formation d'un minuscule entonnoir, du fond duquel surgissent les feuilles desséchées de la Mousse. La première pluie, le moindre souffle de vent, suffisent pour effacer les cavités.

Toutes les Mousses de sables secs présentent ainsi des alternatives de vie active et de repos dû à la dessiccation; d'ailleurs des plantes de petite taille, confinées à une couche superficielle dont l'épaisseur n'atteint que 1 à 10 millimètres, ne peuvent se maintenir que si elles ont la faculté de se dessécher et de se ranimer au contact de l'eau. Signalons quelques espèces qui sont communes sur les sables des dunes ou des polders sablonneux : *Ceratodon purpureus, Bryum argenteum, B. capillare, Polytrichum piliferum, Rhacomitrium canescens* (phot. 177), exécutent, à des degrés divers, des mouvements hygroscopiques analogues à ceux de *Tortula ruraliformis*. Les Mousses pleurocarpes (phot. 176), dont plusieurs sont fort répandues, ne montrent guère que de légères modifications de teinte suivant qu'elles sont sèches ou mouillées.

Des expériences faites par M^lle^ Guyot, à l'Institut botanique, pendant le printemps de 1907, ont montré que beaucoup de Mousses localisées dans les endroits humides des dunes et des polders ont également le pouvoir de revivre après avoir été complètement privées d'eau pendant plusieurs jours. Mais il est permis de se demander si ces espèces seraient capables de supporter des alternatives répétées d'activité et de repos, et si elles pourraient résister à une dessiccation complète et prolongée, comme c'est le cas pour les Mousses des sables secs.

Les quelques rares Hépatiques des dunes et des polders sablonneux sont toutes liées à une humidité constante et meurent inévitablement quand elles se dessèchent.

b) Lichens des sables. — Plus encore que les Mousses, les lichens sont des plantes tout à fait superficielles. C'est à peine si leurs rhizines pénètrent à 1 ou 2 millimètres de profondeur dans le sable. Aussi dès que le temps est beau, constate-t-on qu'ils sont devenus secs et friables comme des brindilles ou des feuilles mortes; mais qu'une pluie survienne, et les voilà de nouveau souples et vivants.

Ceux qui conservent le plus longtemps leur vitalité après la cessation de la pluie sont les *Peltigera*, dont le thalle est relativement épais et dont les organes d'absorption exploitent le sol à environ 2 millimètres de profondeur. Puis viennent les *Cladonia, Cladina* (phot. 168) et *Urceolaria*, qui forment des tapis serrés. Plusieurs espèces ont des thalles couchés sur le sol, qui protègent contre l'évaporation le sable sous-jacent; quand ils sont secs, ils se recroquevillent vers le haut et montrent la face inférieure blanchâtre (*Cladonia alcicornis*).

D'autres lichens ne possèdent pas de rhizines et sont simplement accrochés au sable par quelques lobes du thalle : *Cetraria aculeata.*

Enfin, il y a sur les dunes littorales fixées, quelques lichens, d'habitude corticoles, qui vivent ici par terre; elles ont été décrites récemment par M. Bouly de Lesdain. Ce sont : *Ramalina fastigiata, R. farinacea, Usnea hirta, Evernia prunastri;* il faut peut-être y ajouter *Ramalina fraxinea* dont j'ai récolté il y a une dizaine d'années un échantillon qui était posé sur le sable, mais attaché à une petite brindille. Les *Ramalina* et *Usnea* sont rares; *Evernia prunastri* est fort répandu, non seulement sur les dunes littorales de Belgique, mais aussi sur celles du Boulonnais. Ces lichens ne sont en aucune façon attachés au sol; il en résulte que dès que la pluie cesse, ils se raccornissent et ils passent à l'état de vie latente. Leur existence nomade — c'est quelque chose comme un « plancton » terrestre — leur a donné une forme singulière : les rameaux qui s'accroissent vers le bas doivent s'arrêter dès qu'ils touchent le sol et deviennent beaucoup plus pâles; au contraire, ceux qui se dirigent vers le haut et vers les côtés se développent normalement, de telle façon que chaque individu prend l'aspect d'un coussinet. Il est à peine besoin de dire que ces végétaux, non fixés à la terre, sont déplacés facilement par les tempêtes, à moins que les extrémités de leurs rameaux ne soient enchevêtrés dans les rameaux des exemplaires voisins, auquel cas il se produit de larges gâteaux, ayant parfois plusieurs décimètres carrés, où les diverses espèces citées sont mélangées et où se rencontrent souvent aussi en abondance des *Cetraria aculeata*, qui ont adopté le même mode de vie indépendante (voir phot. 82).

c) Schizophycées des sables (¹). — Il y a aussi parmi les *Nostoc* quelques espèces reviviscentes habitant les sables, par exemple *N. commune.* Ils amassent dans la gélatine, où se trouvent englobés leurs filaments, une quantité d'eau assez considérable qui

---

(¹) Les Schizophycées sont traitées plus longuement dans le travail de M^lle^ Wery, publié dans ce même volume du *Recueil.*

leur permet de fonctionner encore quelque temps après la fin de la pluie. D'autre part, la rosée ou une pluie très légère ne suffit pas à imbiber la gelée et à rendre la vie aux cellules.

d) Bryophytes, Algues et Champignons épiphytes. — A côté des végétaux réviviscents des sables, il en est naturellement un grand nombre d'autres qui habitent l'écorce des arbres. Le nombre des Mousses et des lichens est assez considérable, tout au moins dans la région poldérienne (voir la liste des associations). Les Hépatiques ne sont représentées que par *Frullania dilatata* et *Radula complanata*. A côté des lichens, il y a aussi des petits Champignons (qui ne sont pas indiqués dans la liste des associations), particulièrement des Ascomycètes ; on comprend que ces Champignons, dont les filaments mycéliens ne s'engagent que dans la couche superficielle de l'écorce, en sont réduits, tout autant que les végétaux que nous venons de décrire, à passer au repos les périodes de sécheresse, pour ne revivre qu'au moment des pluies. Il en est de même pour les espèces qui attaquent les feuilles mortes des Graminacées (p. ex. *Ammophila*) dans les dunes. Enfin, citons encore parmi les plantes réviviscentes les Algues unicellulaires corticoles, telles que *Pleurococcus*.

C. — *Étendue de l'appareil d'absorption.*

On se rend difficilement compte de la longueur et de l'abondance des racines chez les Phanérogames des sables. Il faut qu'une dune ait été démantelée par les vents, ou qu'elle ait été coupée pour la construction d'une route, pour que l'on remarque jusqu'à quelle profondeur pénètrent les racines et jusqu'à quelle distance elles s'éloignent de la plante. Des racines plongeantes de *Salix repens* ou d'*Eryngium maritimum* ont souvent 3 mètres de longueur ; les racines horizontales du premier rayonnent parfois à une dizaine de mètres, tout autour du buisson. On comprend qu'un système radiculaire de cette étendue, abondamment ramifié dans tous les sens, doit avoir une puissance d'absorption énorme.

Alors que les végétaux des dunes ont généralement des racines plongeantes, qui leur permettent d'exploiter les couches où une certaine humidité se conserve en toute saison, ceux des alluvions marines ont presque uniquement des racines superficielles : d'ailleurs, c'est uniquement près de la surface qu'elles ont chance de trouver de l'eau absorbable, c'est-à-dire de l'eau de pluie.

D. — *Accumulation d'eau dans les tissus.*

En dehors des plantes des alluvions marines, il y a peu d'espèces des districts littoraux ou alluviaux dont les feuilles, les tiges ou les racines renferment des provisions d'eau.

Les plantes des slikkes et des schorres ont souvent des feuilles charnues, c'est-à-dire qu'à côté des provisions d'eau que contiennent toutes les cellules vivantes, elles en ont d'autres, soit dans du parenchyme assimilateur plus abondant que d'ordinaire (par exemple *Statice Limonium* [fig. 22, K], soit dans du parenchyme aquifère spécialisé (par exemple *Salicornia* [fig. 22, C], *Plantago maritima* [fig. 22, E], *Atriplex portulacoides* [fig. 22, D]).

Les plantes de la plage ont souvent aussi les feuilles charnues; ici également, il y a tantôt accumulation d'eau dans le tissu assimilateur (par exemple *Arenaria peploides* [fig. 22, F]), tantôt spécialisation d'un tissu aquifère (par exemple *Salsola Kali* [fig. 22, A], *Cakile maritima*).

Les alluvions marines et la plage ont ceci de commun que le sol est imprégné de sel marin. Les plantes charnues y sont abondantes, mais toutes ont la réserve d'eau dans les feuilles (chez *Salicornia* celles-ci sont soudées entre elles et avec la tige).

Dans les dunes, les plantes à feuilles charnues sont rares, mais par contre, il s'y trouve quelques espèces, d'ailleurs peu nombreuses, qui possèdent des réserves souterraines. Parmi les espèces à feuilles grasses, il n'y a guère que *Sedum acre*, avec du tissu aquifère, ainsi que *Lotus corniculatus « carnosus »*, *Calystegia Soldanella* et *Euphorbia Paralias*, avec le tissu vert assez épais. Les plantes à réservoirs souterrains comprennent les *Orchis*, *Anacamptis* et *Herminium*, où ce sont les racines qui sont renflées, *Ranunculus bulbosus*, où c'est la tige, et *Ornithogalum umbellatum* et *Allium vineale* qui possèdent un bulbe. Parmi ces dernières plantes, il n'y a, sans doute, guère que *Ranunculus bulbosus* où la réserve d'eau ait de l'importance pour la plante ; en effet, cette espèce habite les dunes sèches et se remet en végétation au début de l'automne avant que les pluies aient pu sérieusement mouiller le sable (voir phot. 72, 76, 170), tandis que les autres poussent au printemps, dans des pannes ou des bosquets amplement humides. — Je néglige ici les plantes à rhizome plus ou moins gros, contenant naturellement une quantité notable de liquide, telles que *Polypodium vulgare*, *Asparagus officinalis*, *Eryngium maritimum*, etc., et les espèces, surtout bisannuelles, à grosse racine pivotante, telles que *Erodium cicutarium*, *Cynoglossum officinale*, *Pastinaca sativa*, *Taraxacum officinale*, etc.; chez toutes ces plantes, le réveil de la végétation a lieu au printemps, quand l'eau ne fait pas défaut à la dune.

E. — *Réduction de la transpiration.*

Nous arrivons maintenant aux adaptations les plus répandues et les plus importantes : il ne servirait à rien, à des plantes supérieures, non réviviscentes, d'avoir un appareil radiculaire très développé et d'épargner de l'eau dans leurs tissus; il faut encore qu'elles utilisent avec les plus grands ménagements cette eau si durement conquise.

Aussi possèdent-elles des moyens variés pour limiter la transpiration. Ainsi qu'on peut le voir par la liste éthologique, une même espèce possède souvent plusieurs adaptations à la fois.

Il serait inutile d'insister ici longuement sur la façon dont agissent les divers dispositifs par lesquels les plantes xérophiles réduisent au minimum la perte d'eau. Ces procédés sont suffisamment connus (1).

---

(1) Un excellent résumé de tout ce qui est connu au sujet de la transpiration se trouve dans BURGERSTEIN, *1904*. On trouvera aussi un résumé succinct de ces adaptations dans MASSART, *1904*.

a) Réduction de la surface. — Le moyen le plus simple pour diminuer l'évaporation consiste dans la réduction de la surface évaporante. Dans les districts qui nous occupent, il n'y a guère que *Salicornia* et *Cytisus scoparius* (phot. 169, 175) où la limitation de la surface soit manifestement en relation avec la nécessité de ménager l'eau : les feuilles de *Salicornia* sont soudées entre elles et à la tige, de telle façon que la surface exposée à l'air est rendue beaucoup plus petite; chez *Cytisus*, elles sont fort petites et caduques. Les Cypéracées et Joncacées (*Scirpus lacustris*, *S. triqueter*, *Heleocharis palustris*, *Schoenus nigricans*, *Juncus glaucus*, etc.) qui ont des tiges assimilatrices, privées de feuilles, habitent des endroits humides. Il en est de même des *Equisetum*. Chez *Asparagus officinalis*, les feuilles sont remplacées par des ramuscules verts; mais il est peu probable que la perte des feuilles soit une adaptation xérophile actuelle de notre espèce; on serait plutôt tenté de supposer qu'*Asparagus officinalis* et sa variété *prostratus* ont hérité leurs cladodes d'un ancêtre méditerranéen, chez lequel les nécessités xérophiles étaient plus pressantes.

Un autre procédé de réduction de la surface est celui-ci : alors que le plus souvent les cellules épidermiques des feuilles ont une paroi externe fortement bombée, les plantes du sable et des alluvions saumâtres ont un épiderme plan.

b) Réduction du nombre des stomates et fermeture des stomates. — Comme c'est principalement par les stomates que s'opère la transpiration, on comprend que celle-ci sera tout autant abaissée si le nombre des stomates diminue que si les feuilles tout entières deviennent plus petites. Des coupes à travers les feuilles donnent l'impression qu'elles portent peu de stomates; d'ailleurs, beaucoup d'entre elles ne possèdent de tissu vert que sur une partie assez faible de leur périphérie, et l'on sait qu'il n'y a guère de stomates qu'au niveau du tissu assimilateur.

Il en est ainsi de *Salsola Kali* (fig. 22, A) et de beaucoup de Graminacées : *Agropyrum junceum* (fig. 21, F), *Elymus arenarius* (fig. 21, F), *Ammophila arenaria* (fig. 21, P, Q).

La largeur de la fente stomatique a évidemment une importance considérable. Or, on sait (voir notamment Darwin, *1898*, et Stahl, *1894*) que les stomates se referment lorsque la feuille est sur le point de se flétrir.

D'autre part, l'apport d'eau agit également sur les mouvements des stomates (voir Aloi) : quand la terre est sèche, les stomates rétrécissent leur fente.

c) Épaississement de la cuticule. — Les organes aériens ont sur l'épiderme une couche presque absolument imperméable à l'eau, la cuticule. Chez beaucoup de plantes xérophiles, cette couche devient fort épaisse, particulièrement aux endroits les plus exposés à l'air. De cette manière, toute transpiration autre que celle qui est soumise à la régulation par les stomates se trouve supprimée.

Souvent la cuticule porte un enduit cireux qui la rend encore plus imperméable : *Elymus arenarius*, *Festuca rubra arenaria glauca*, *Euphorbia Paralias*.

d) Création d'une atmosphère tranquille. — Il y a toute une série de structures qui ont pour effet d'empêcher le renouvellement de l'air autour des stomates; l'air qui s'est plus ou moins saturé de vapeur d'eau est donc immobilisé et n'est pas aussitôt remplacé par de l'air neuf et sec.

Le plus souvent, ce résultat est obtenu par un feutrage de poils morts. Parfois ils sont localisés d'une façon presque exclusive à la face inférieure, qui porte les stomates (par exemple *Rubus caesius*, *Anthyllis Vulneraria*, *Hieracium Pilosella*, etc.); plus souvent ils existent aussi sur la face supérieure (*Salix repens*, *Potentilla Anserina*, *Veronica officinalis*, *Filago minima*, etc.). Chez *Hippophaës*, ce ne sont pas des poils longs et feutrés, mais des poils étoilés, en forme de disque, qui se recouvrent les uns les autres et qui font à la feuille un revêtement écailleux, plus fourni à la face inférieure.

Sur les terrains salés, il y a deux groupes de végétaux couverts de poils. C'est d'abord *Artemisia maritima* à longs poils enchevêtrés ; puis les Salsolacées (voir fig. 22, D) du genre *Atriplex*, dont les uns (*A. portulacoides* et *A. pedunculata*) habitent les alluvions argileuses, et les autres (*A. laciniata* et *A. littoralis*) se rencontrent aussi sur la plage : leurs cellules épidermiques portent des poils renflés en forme de ballon, qui bientôt se vident et s'affaissent et dont les membranes, couchées et serrées les unes sur les autres (voir fig. 22, D), donnent à la surface un aspect farineux.

Il arrive aussi, très souvent, que les feuilles soient appliquées sur le sol : comme les stomates sont d'une façon prépondérante groupés à la face inférieure, la vapeur émise par eux reste donc stagnante dans leur voisinage. Nous avons déjà vu (p.) que la disposition étalée des feuilles est surtout présentée par les individus qui croissent en plein soleil, c'est-à-dire par ceux qui ont le plus à craindre l'excès de transpiration : *Hieracium umbellatum*, *Plantago Coronopus*, *Arabis hirsuta*, etc.

Ailleurs, les feuilles sont serrées, et leur ensemble forme un coussinet à travers lequel l'air ne circule qu'avec peine. (*Armeria maritima*, *Rosa pimpinellifolia*, *Cirsium acaule*, etc.)

Les dispositifs les plus intéressants sont ceux que possèdent beaucoup de Graminacées ; ils permettent aux feuilles d'exposer largement leurs stomates lorsque la transpiration ne risque pas de devenir trop forte et qu'il est avantageux d'éliminer beaucoup d'eau, de façon à amener des aliments salins dans l'économie, — et de les cacher, au contraire, aux moments où la plante est menacée de dessiccation. Ces feuilles exécutent des mouvements qui tantôt les étalent, tantôt les referment.

L'appareil de motilité est constitué par des cellules épidermiques de grandes dimensions et à paroi superficielle fine et perméable à l'eau (fig. 21, R). Duval-Jouve, qui a le premier étudié ces cellules, les appelle des cellules bulliformes. Si l'eau manque à la feuille, ces cellules sont les premières à se flétrir. Or, comme elles se trouvent sur une seule des faces de la feuille, la face supérieure, le rapetissement de la surface de ce côté doit nécessairement amener une courbure telle que la face inférieure devienne convexe et la face supérieure concave.

Ces grandes cellules épidermiques, qui supportent impunément un début de dessiccation, ne couvrent pas toute la face supérieure des feuilles. Elles sont localisées suivant des lignes longitudinales. Entre elles s'étendent des côtes également parallèles (fig. 21 R). Il résulte de cette disposition que la feuille ne peut pas se courber dans un sens quelconque, mais qu'elle doit s'enrouler suivant sa longueur (fig. 21, P). Chaque rangée de cellules bulliformes, logée au fond d'un sillon, constitue, en somme, une charnière autour de laquelle la feuille peut se mouvoir, soit pour devenir plane, soit pour prendre la forme d'un cylindre.

Voyons maintenant où se trouvent les stomates. Presque toujours la crête des côtes est occupée par un cordon de tissu mécanique, où les cellules ont les parois épaissies. D'autre part, dans les cas les plus accentués, la face inférieure de la feuille, celle qui est tournée vers le dehors, est entièrement doublée d'une couche de tissu mécanique analogue (par exemple chez *Ammophila arenaria*, fig. 21, P).

C'est donc uniquement le long des flancs et au fond des gouttières qu'il y a place pour du tissu assimilateur. Quand la couche sclérifiée manque, la face inférieure de la feuille est tapissée de parenchyme palissadique, sans stomates : *Agropyrum pungens* (fig. 21, C), *Festuca rubra* (fig. 21, H), *Elymus arenarius* (fig. 21, F). Comme jamais les grandes cellules renflées ne laissent entre elles des stomates, ceux-ci sont tous localisés sur les flancs des sillons longitudinaux de la face supérieure ou interne. Ils sont, par conséquent, fort peu nombreux proportionnellement à la surface totale de la feuille; de plus, dès que la soif se fait sentir, la feuille se referme, et voilà les stomates protégés à l'intérieur du tube. Ajoutons que le plus souvent les côtes portent des poils qui s'entre-croisent lors de l'enroulement du limbe, ce qui ralentit encore les échanges gazeux entre l'intérieur du tube et l'atmosphère.

La figure 21 montre encore une autre particularité de structure. La plupart de ces Graminacées xérophiles possèdent, autour des faisceaux foliaires, des gaines formées par une assise de cellules à paroi fortement sclérifiée, qui empêche toute déperdition du liquide pendant le trajet de la sève dans la feuille.

Quelques espèces méritent une mention spéciale : elles se sont si bien adaptées à tenir les feuilles fermées pour réduire au strict nécessaire la transpiration, que les charnières ont fini par disparaître et que le limbe reste figé dans sa position enroulée. Il en est ainsi notamment pour *Agropyrum junceum* (fig. 21, B), *Corynephorus canescens* (fig. 21, G) et *Festuca ovina* (fig. 21, I). Il n'est pas permis de douter que ces espèces dérivent d'ancêtres dont les feuilles étaient planes, tels que : *Agropyrum repens* (fig. 21, E) et *Festuca elatior* (fig. 21, J), et qu'ils ont passé par un stade où les limbes pouvaient s'ouvrir ou se fermer suivant les besoins du moment.

La figure 21 porte, outre des feuilles de Graminacées xérophiles, celles de quelques espèces qui ne présentent aucune adaptation vis-à-vis de la transpiration ; ce sont celles qui ne vivent que pendant les saisons humides (*Phleum arenarium* [L], *Bromus tectorum* [M]). Quant aux espèces qui habitent les pannes ou les cultures établies dans les pannes (*Festuca elatior* [J], *Arrhenatherum elatius* [N], *Agrostis alba* [O], *Agropyrum repens* [E], leurs feuilles possèdent également des rangées de grandes cellules épidermiques. Toutefois l'on remarque que l'enroulement est tardif et ne se produit que lorsque la plante est sérieusement menacée par la soif. L'adaptation xérophile existe donc, mais elle est moins perfectionnée.

Il reste encore une dernière Graminacée littorale dont il importe de dire un mot. C'est *Atropis maritima* (fig. 22, A). La feuille ne s'enroule pas, elle se plie longitudinalement de chaque côté de la nervure médiane, de telle façon que les deux moitiés du limbe appliquent leurs faces supérieures l'une contre l'autre. Comme les stomates sont exclusivement disposés à la face supérieure, le résultat obtenu est le même que chez les Graminacées des sables.

Une adaptation xérophile fort répandue chez les végétaux est celle qui consiste à avoir des feuilles recourbées vers la face inférieure et à ne posséder de stomates que dans le creux ainsi formé. Ce dispositif n'existe dans les districts littoraux et alluviaux que chez *Calluna vulgaris*.

e) Rigidité des feuilles et densité des tissus. — Il est évident que le vent influence l'évaporation en balayant sans cesse l'air déjà chargé de vapeur pour le remplacer par de l'air frais. Mais chez les plantes, il agit encore autrement. Chaque fois qu'un limbe foliaire est secoué ou déformé d'une façon quelconque, il y a des portions de tissu où les cellules se rapprochent et où les méats intercellulaires sont comprimés, et d'autres portions où les cellules s'écartent et où les méats s'agrandissent. Dans les premières, l'air déjà saturé qui occupe les espaces intercellulaires est expulsé par les stomates; dans les parties qui sont étirées, il y a au contraire un appel d'air de l'extérieur vers les tissus. Mais l'instant d'après, la face, qui avait été comprimée, sera au contraire dilatée, et *vice versa*. On comprend donc que les plantes exposées à souffrir de soif aient avantage à éviter les déformations des organes aériens, c'est-à-dire à être aussi raides que possible.

Nous avons déjà indiqué plus haut par quelle diversité de moyens les plantes des schorres et des sables assurent leur rigidité (voir p. 279), qui est le plus souvent très grande. (Voir par exemple la feuille d'*Ammophila* [fig. 21, P].)

Si les feuilles sont fortement secouées, malgré leur raideur, les stomates se referment (d'après M. Darwin, *1898*, p. 562).

Toutes conditions égales, la transpiration est d'autant plus forte que les méats intercellulaires sont plus larges, c'est-à-dire que le tissu a une texture plus lâche, puisque la circulation des gaz est alors facilitée. Aussi les plantes xérophiles ont-elles souvent des parenchymes assimilateurs très serrés, souvent palissadiques, sur toute l'étendue de la feuille (fig. 21 et 22).

f) Diminution de la tension de vapeur. — On sait qu'un liquide pur a une tension de vapeur plus forte que le même liquide qui tient en solution une substance quelconque. Beaucoup de plantes xérophiles, notamment toutes celles qui habitent les terrains salés, ont le suc cellulaire assez concentré, ce qui diminue l'évaporation. Mais il est permis de se demander si cette augmentation de concentration n'est pas en relation directe avec le mode d'existence de ces végétaux et si c'est vraiment une adaptation xérophile.

L'abaissement de la tension de vapeur est amené, chez les Crassulacées et d'autres plantes grasses (d'après M. Aubert), par la présence d'acides, notamment d'acide malique. Peut-être, les mucilages qui existent chez quelques espèces, par exemple *Lotus corniculatus carnosus*, agissent-ils dans ce même sens.

g) Sécrétion d'huiles essentielles. — Les physiciens ont montré que les vapeurs d'huiles essentielles sont peu diathermanes, c'est-à-dire qu'elles agissent à la façon d'un écran qui laisse passer la lumière, mais arrête la chaleur. Une plante entourée de vapeurs de ce genre s'échauffera donc moins et transpirera moins qu'une plante privée de ce moyen de défense contre la sécheresse. De nombreuses espèces des dunes et des lieux salés forment des essences, ou bien des camphres, substances volatiles dont l'action est sans doute analogue. Citons *Artemisia maritima*, *Thymus Serpyllum*, *Ononis repens*. Toutefois il faut dire que le léger nuage de vapeurs qui entoure la plante est emporté par le moindre souffle, et l'on peut douter de son efficacité comme moyen de réduire la transpiration.

h) Diminution de l'éclairement. — Jusqu'ici, nous n'avons envisagé que des dispositifs qui agissent d'une façon purement physique; j'entends par là qu'ils influenceraient également l'évaporation d'un liquide inerte quelconque. Mais voici un procédé qui serait sans aucune action sur l'évaporation de l'eau non contenue dans les tissus vivants d'un végétal : c'est la diminution de l'éclairement. La physiologie végétale a prouvé qu'une plante transpire davantage quand elle est fortement éclairée : ses stomates s'ouvrent plus largement, et ses plastides chlorophylliennes emploient une partie de l'énergie lumineuse à évaporer de l'eau. Il y a donc intérêt pour les végétaux xérophiles à ne recevoir que la lumière strictement indispensable pour l'assimilation.

C'est sans doute ainsi qu'il faut comprendre l'utilité des poils à la face supérieure des feuilles, où il n'y a pas, ou guère, de stomates (voir p. 294) : ces poils ont pour effet d'ombrager la feuille.

Plus remarquables sont les feuilles qui, au lieu de s'exposer de face à la lumière, se placent de profil et laissent par conséquent la majeure partie de la lumière glisser sur elles sans y pénétrer.

L'exemple le plus typique est *Atriplex portulacoides* (voir phot. 102) : les limbes foliaires sont tous nettement verticaux. Cette disposition a pour corollaire une modification de la structure anatomique : les feuilles ayant les deux faces soumises au même éclairement ont du tissu palissadique des deux côtés (fig. 22, D). Les autres *Atriplex* des terrains salés (*A. laciniata*, *A. pedunculata*) ont aussi des feuilles équifaciales. Il en est de même de *Suaeda maritima* (fig. 22, B), dont les feuilles sont souvent plus ou moins dressées, et de *Salicornia herbacea* (fig. 22, C), où ce sont les rameaux qui ont la position verticale. Il y a encore, sur les alluvions saumâtres, des plantes d'autres familles dont les feuilles sont dressées et se présentent donc parallèlement aux rayons lumineux. Citons *Triglochin maritima*, *Plantago maritima* (fig. 22, E) et *Artemisia maritima* (fig. 22, G); les segments foliaires de cette dernière plante se placent verticalement, quelle que soit leur insertion sur la nervure.

Dans les dunes, il y a aussi des plantes dont les feuilles présentent leur profil aux rayons solaires. La plus caractéristique est *Eryngium maritimum* (voir phot. 36). Ses feuilles, plus ou moins crépues, sont tout à fait équifaciales. De nombreuses Graminacées sont, jusqu'à un certain point, dans le même cas. Il est certain que les feuilles dressées de *Corynephorus canescens* (voir phot. 74 et fig. 21, G), de *Festuca ovina* (fig. 21, I) se trouvent dans les mêmes conditions d'éclairement que des feuilles planes mises de profil. A côté des feuilles où la position dressée est permanente, d'autres, telles que : *Ammophila arenaria* (voir phot. 25 à 27 et fig. 21, P), *Festuca rubra* (fig. 21, H), *Elymus arenarius* (fig. 21, F), ne deviennent verticales que lorsqu'elles s'enroulent.

VIII. — ADAPTATION CONTRE L'INSUFFISANCE DE LA TRANSPIRATION.

Ceci est la contre-partie des adaptations que nous venons d'étudier. Il y a au moins autant de circonstances où les végétaux ont besoin d'augmenter l'évaporation qu'il y en a où c'est l'excès de transpiration qui est à craindre. Même sur les dunes, et en plein été, les plantes ont parfois de la peine à se débarrasser de l'eau qui leur a amené les sels nutritifs : pendant la nuit, quand l'air est saturé et que la transpiration est réduite à zéro, l'absorption par les racines continue à se faire, et les végétaux doivent suppléer à la transpiration par l'émission d'eau liquide.

C'est surtout dans les endroits très humides que les plantes sont obligées d'activer le courant transpiratoire. Aussi rencontre-t-on chez elles toute une série de dispositifs qui sont exactement les contraires de ceux que nous avons étudiés dans le chapitre précédent. Nous n'y insisterons donc pas : les feuilles sont grandes, souples, à tissus lâches; elles sont glabres, ou bien elles possèdent des poils, restant vivants, qui aident à la transpiration; les cellules épidermiques augmentent leur surface de contact avec l'extérieur en ayant des parois externes bombées; la cuticule est mince et perméable à l'eau; les stomates sont nombreux et occupent souvent les deux faces de la feuille; ils sont immobiles et restent béants en toutes circonstances.

Les dispositifs que nous venons d'indiquer agissent d'une façon continue; ils assurent une transpiration assez rapide dans une atmosphère constamment humide. Ils ne conviendraient donc pas à des plantes habitant les endroits qui sont d'habitude trop secs, mais où il est pourtant nécessaire d'activer, à certains moments, l'élimination de vapeur d'eau. A ces plantes-ci, il faut des dispositifs permettant de régler la transpiration, pour l'accélérer ou la ralentir, suivant les besoins; c'est de cette façon qu'agissent les mouvements des stomates, tour à tour fermés et largement ouverts, et aussi les mouvements des feuilles, qui tantôt exposent aux vents la surface transpiratoire, tantôt la cachent à l'intérieur d'un cylindre.

Mais la transpiration ne suffit pas toujours à débarrasser l'économie de l'eau puisée par les racines. Alors intervient un dispositif qui peut suppléer à l'émission de vapeurs : il détermine la guttation, c'est-à-dire la sécrétion de gouttelettes d'eau par des organes spéciaux, qui chez les plantes de nos régions sont des stomates aquifères. M. Burgerstein (p. 178) donne une liste des genres qui possèdent ces organes. Notre liste éthologique les renseigne également. Beaucoup de plantes nettement adaptées à la vie marécageuse ou aquatique manquent de stomates aquifères (par exemple *Typha*, *Sparganium*, *Nymphaea*), ce qui tient sans doute à ce que ces espèces ne souffrent pas beaucoup d'un arrêt temporaire de la transpiration, puisqu'elles peuvent évaporer activement pendant la majeure partie de la journée. Il n'en est pas de même des plantes des digues, des dunes, des pannes, etc., chez lesquelles des dispositifs adjuvants de la transpiration risqueraient d'amener le flétrissement de la plante s'ils agissaient d'une façon continue : il faut à ces plantes-ci des procédés facilement réglables, permettant d'accélérer le départ de l'eau ou de l'empêcher, suivant les besoins du moment. Les dispositifs les plus perfectionnés sont ceux qui ouvrent ou ferment à volonté les stomates, et ceux qui assurent l'activité temporaire de stomates aquifères.

Les mouvements des stomates habituels n'ont pas besoin d'être expliqués ici. Quant aux stomates aquifères, ils ne fonctionnent que lorsque la pression de la sève a atteint une certaine valeur : de l'eau est alors expulsée par la fente du stomate et vient former des perles au bord de la feuille, ou à son extrémité.

Le plus souvent, les espèces d'une même famille ont les stomates aquifères disposés de la même façon. Ainsi les Renonculacées, les Géraniacées, les Rosacées, les Papavéracées ont ces organes à l'extrémité des découpures de la feuille. Lorsque, secondairement, les feuilles ont acquis un bord entier, non denté, les stomates aquifères se sont néanmoins maintenus le long du bord de la feuille (par exemple *Ranunculus Flammula*, *R. Lingua*). Les Graminacées, les Hypéricacées, les Caryophyllacées, les Equisétacées, sécrètent des gouttes d'eau uniquement par la pointe de la feuille. Ailleurs la position varie suivant les genres : les *Primula* ont les stomates aquifères sur les dents du limbe, les *Anagallis* n'en possèdent qu'un au bout de la feuille.

IX. — Adaptations a la meilleure utilisation de la lumière.

Les feuilles doivent avoir une disposition telle qu'elles ne s'ombragent pas les unes les autres : c'est à cette condition que la plante utilisera le mieux toute la lumière qu'elle peut recevoir.

Pourtant nous avons vu que pour beaucoup de plantes xérophiles, il y a conflit entre l'assimilation et la transpiration : la première exigerait l'éclairement maximum, mais celui-ci risquerait de provoquer une transpiration exagérée. Aussi ces végétaux, qui habitent d'ailleurs toujours des endroits où la lumière est très violente, placent-ils leurs feuilles verticalement (*Atriplex portulacoides*, *Eryngium maritimum*, *Ammophila arenaria*), ou bien ils cachent le tissu assimilateur sous une couche de poils (*Artemisia maritima*, *Hippophaës*).

A part ces quelques exceptions, les feuilles forment presque toujours une « mosaïque », où elles sont placées les unes à côté des autres, sans se recouvrir. Il ne semble pas que les plantes des districts littoraux et alluviaux aient des procédés particuliers pour exposer leurs feuilles à la lumière. Souvent les feuilles sont étalées en une rosette, dans laquelle les feuilles externes ont des pétioles plus longs que les internes (*Plantago Coronopus*, *Ranunculus bulbosus* [phot. 72]); parfois elles sont distiques, ou bien elles sont soit alternes, soit opposées-décussées, mais elles se tordent et se courbent de façon à se placer sur deux rangs (*Convolvulus arvensis*); lorsqu'elles sont insérées sur une tige dressée, elles sont toujours écartées les unes des autres, de manière à ne pas s'ombrager (*Senecio Jacobaea*, *Lysimachia vulgaris*, *Polygonum amphibium*).

Les plantes aquatiques ont naturellement des feuilles constituées autrement que les plantes terrestres. Les feuilles submergées sont minces (*Potamogeton crispus*, *Nuphar luteum*) ou découpées en lanières très fines (*Myriophyllum*, *Ceratophyllum*), ce qui augmente la surface de contact avec l'eau et facilite les échanges gazeux. Les feuilles flottantes sont le plus souvent disposées en rosettes (*Hydrocharis*, *Nymphaea*, *Nuphar*), ou bien elles sont insérées sur des rameaux allongés (*Potamogeton natans*, *Polygonum amphibium*). Ces feuilles ne portent des stomates qu'à la face supérieure.

§ 2. — **Le sol.**

On s'est très peu occupé d'étudier le sol au point de vue géobotanique. A part quelques indications, encore discutées, sur l'importance de la chaux, nous ne possédons, pour apprécier le sol, que des analyses physiques et chimiques qui ont été faites presque toujours dans un but purement agricole : elles n'ont pour objet que de renseigner le cultivateur sur les plantes qui peuvent prospérer sur son terrain et de lui indiquer comment il peut encore l'améliorer. Aussi ces analyses offrent-elles le plus souvent pour nous des lacunes très grandes. De plus, leur interprétation est loin d'être aussi simple qu'on pourrait l'imaginer. Expliquons-nous sur ce point.

I. — A QUOI TIENT LE DEGRÉ DE FERTILITÉ D'UN SOL.

Depuis 1840, sous l'influence de LIEBIG, on s'était habitué à ne voir dans le sol qu'un simple support pour les matières minérales dont la plante a besoin : azote, phosphore, soufre, potassium, etc.; on était donc amené à cette idée que la fertilité d'une terre dépend uniquement des quantités de sels assimilables qu'elle peut fournir à la végétation. Le corollaire inévitable de ces notions était que pour maintenir un champ en bon état, il faut simplement lui restituer les matières minérales que les récoltes lui enlèvent. D'autre part, on cherchait, par des analyses chimiques minutieuses et complètes, à définir quelles sont les substances qui existent en quantité insuffisante, afin de les ajouter au sol. Lorsque les résultats de l'analyse chimique n'étaient pas assez nets, ce qui arrivait fort souvent, on se servait d'une méthode plus complexe. Une plante était cultivée dans la terre qu'il s'agissait d'analyser; à côté des cultures faites dans la terre vierge, il en était d'autres, où l'on avait ajouté à la terre soit de la potasse, soit de l'azote, soit du phosphore, etc. L'abondance des récoltes indiquait quelle est la substance ou les substances dont l'addition à la terre activait le plus la végétation : ce sont celles qui manquaient et qu'il fallait donner comme engrais.

Cette conception purement chimique — qui est suffisamment connue pour qu'il ne faille pas y insister davantage — est actuellement battue en brèche de divers côtés. Les uns accordent une importance prépondérante à la structure physique de la terre, les autres assurent que tous les sols cultivés mettent à la disposition des végétaux le même mélange de matières assimilables, et que les variations de la fertilité sont uniquement d'ordre physiologique.

Parmi les partisans de la théorie physique de la fertilité, citons M. RAMANN en Allemagne, et chez nous MM. GRÉGOIRE ET HALET. Voici, d'après M. RAMANN (p. 221), quelles sont les deux modalités que présente la constitution physique du sol. Dans les cas les plus simples, les grains du sol sont simplement juxtaposés, sans qu'il y ait le moindre lien entre les particules; c'est la structure élémentaire, mot par lequel MM. GRÉGOIRE ET HALET (p. 31) traduisent le terme Einzelkornstruktur de M. RAMANN. Le plus souvent la structure est autre : les grains sont plus ou moins associés en grumeaux de grosseur variable (structure grumeleuse = Krümelstruktur.

Entre ces petits agrégats, il y a des lacunes plus ou moins considérables, permettant une circulation facile des gaz et des liquides, tandis que les sols à structure élémentaire se tassent et deviennent compacts. Autant les racines se fraient aisément un passage dans les terres grumeleuses, autant elles éprouvent de la difficulté à pénétrer dans un sol dont les grains sont libres les uns par rapport aux autres.

Les agriculteurs attachent, inconsciemment d'ailleurs, une importance très grande à conserver au sol sa structure grumeleuse. Un grand nombre de pratiques agricoles ont précisément pour effet d'empêcher que la terre ne reprenne la structure élémentaire. Ajoutons tout de suite que dans les terrains non cultivés, qui intéressent le plus les géobotanistes, l'état grumeleux du sol peut être amené par de nombreuses causes naturelles : le travail incessant des Vers de terre, — les secousses imprimées par le vent aux racines et, par conséquent, aussi à la terre, — les phénomènes de contraction et de gonflement dus aux variations de la quantité d'eau qui imprègne le sol, etc.

Dans ces dernières années, une nouvelle conception a été défendue par M. Whitney et ses collaborateurs. Les plus importants de ces travaux sont ceux de MM. Whitney and Cameron, *1903*, *1904;* Livingston, Britton and Reid, *1905;* Cameron and Bell, *1905;* Schreiner and Failyer, *1906;* Livingston, *1907;* Schreiner and Reed, *1907;* les principaux résultats ont été condensés dans une conférence faite par M. Whitney, en 1906.

D'après les auteurs américains, le degré de fertilité d'un sol ne tient nullement à sa constitution chimique ; en effet, toutes les diverses terres cultivées contiennent à peu près la même solution saline; la composition de celle-ci est toujours telle que les plantes y trouveraient les aliments nécessaires. A mesure que les plantes enlèvent à la terre des aliments minéraux, des roches constitutives se désagrègent, ce qui met en liberté de nouvelles doses de sels utilisables. Mais alors, à quoi est dû le soi-disant « épuisement » d'un champ soumis à une culture intensive? A ce que tous les végétaux excrètent dans la terre des substances toxiques qui empêchent le développement de ceux qui essaient de croître ultérieurement sur le même champ. Ces matières nocives peuvent être éliminées ou détruites soit par l'emploi de certaines substances, telles que l'acide pyrogallique ou l'hydrate ferrique, qui ne sont aucunement comparables aux engrais habituels, soit par les substances chimiques employées comme engrais, soit par le fumier de ferme, soit par les engrais verts, par exemple *Pisum arvense*. On peut obtenir le même résultat favorable en faisant bouillir la solution extraite du sol ou en la filtrant sur du noir animal. Il est bien certain qu'aucun de ces derniers procédés n'a pu introduire des aliments dans le liquide, pas plus d'ailleurs que l'addition d'acide pyrogallique ou d'hydrate ferrique.

Ce n'est pas ici le lieu de discuter cette théorie. Attendons qu'elle ait fait ses preuves au point de vue agricole; c'est alors seulement que nous pourrons essayer de l'appliquer à la géographie botanique.

II. — Constitution physique et chimique.

A. — *Analyses des terres.*

Dans l'état actuel de nos idées au sujet des facteurs qui influencent la fertilité d'un sol, il est encore impossible de décider quelle est exactement la part de vérité contenue dans les diverses théories qui viennent d'être résumées. Nous devons donc nous contenter de présenter ici des tableaux des analyses physiques (tableau *I*) et chimiques (tableau *J*) de la terre dans les divers districts géobotaniques étudiés.

Toutes les analyses ont été faites à l'Institut agronomique de l'État, à Gembloux, sous la direction du regretté Petermann. Elles ont été publiées pour la plupart dans les *Monographies agricoles de la Belgique.*

Comme les indications de localité données dans les Monographies agricoles sont souvent insuffisantes pour déterminer avec précision l'endroit où les échantillons avaient été prélevés, j'ai eu recours à l'obligeance de M. Bauwens, agronome de l'État, à Bruges, qui avait opéré les prélèvements : j'ai pu ainsi m'assurer que plusieurs des terres renseignées dans la *Monographie de la Région des Dunes* n'appartiennent pas, en réalité, au district que je désigne sous ce nom, et qu'il ne reste pour ce district que l'échantillon de Clemskerke.

Grâce à l'amabilité de M. Gaspart, du Ministère de l'Agriculture, j'ai consulté les bulletins originaux qui avaient été dressés lors de la prise d'échantillons et de l'analyse. J'ai obtenu ainsi des renseignements au sujet de la date de la mise en culture, de la fumure, etc., de chacun des terrains dont des échantillons ont été pris et analysés. Je donne ici des analyses de plusieurs terres, intéressantes pour moi, dont quelques-unes n'avaient pas été publiées dans les Monographies agricoles.

Malgré ces diverses sources de renseignements, il n'a pas été possible d'utiliser certaines analyses, telles que celles de Nieuwmunster et de Wenduyne, qui figurent dans la Monographie agricole de la Région des Dunes, et celles de Stuyvekenskerke et de Caeskerke, qui figurent dans la Monographie agricole des Polders, à cause de l'impossibilité où je suis de définir le point exact où les terres ont été prises.

Voici (tableau *H*, p. 308), au sujet de ces divers sols, quelques renseignements qui ne sont pas dans les Monographies et que j'extrais des bulletins de prise d'échantillons. J'y ajoute quelle serait, d'après la carte géologique, la nature du sol.

On voit par les tableaux *H*, *I* et *J* que nous ne possédons pas de renseignements au sujet du sol des alluvions marines et des alluvions fluviales, ce qui tient à ce que nous en sommes réduits à n'utiliser que les analyses faites dans un but agricole. Il n'y a pas non plus d'analyses du sol des polders fluviaux. Nous pouvons néanmoins nous faire une idée assez précise de la constitution chimique de la terre des alluvions marines, des alluvions fluviales et des polders bordant les fleuves.

Les slikkes et les schorres ont la même terre que les polders marins, avec cette seule différence que la mer continue à les inonder périodiquement. Les alluvions marines ne diffèrent donc des polders que par la présence des sels contenus dans l'eau de mer, qui sont principalement le chlorure de sodium et le sulfate de magnésium.

Les alluvions fluviales sont formées, tout comme les alluvions marines, par les sédiments qu'apportent les fleuves. Comme elles sont déposées en amont des alluvions marines, elles sont sans doute un peu plus sableuses que ces dernières; mais la différence doit être assez peu importante. Quant aux polders fluviaux, ce ne sont que des alluvions fluviales endiguées.

L'unique analyse de sable des dunes ne nous renseigne que sur la composition du sol d'une panne. Pour remédier dans une certaine mesure à l'insuffisance des renseignements relatifs aux dunes, j'ai demandé à M. A. Grégoire, directeur *ad intérim* de l'Institut chimique et bactériologique de l'État, à Gembloux, de faire quelques analyses de sable des dunes en les limitant aux données les plus importantes. Les sables analysés proviennent des dunes de

TABLEA

État général

	SOLS SABLEUX				
	DUNES	POLDERS SABLONNEUX			
		Polder récent.		Polder ancie	
	A *Clemskerke.*	B *Knocke.*	C *Knocke.*	D *Westende.*	E *Westende.*
Mode d'exploitation pendant l'année courante . . .	Terrain vague.	Pineraie.	Pâture.	Pâture.	Champ de Pomme de terre.
Temps écoulé depuis la dernière fumure au fumier de ferme	Jamais.	Jamais.	Jamais.	Jamais.	Récemmen
Degré de fréquence des fumures.	Jamais.	Jamais.	Jamais.	Jamais.	Tous les deu ans.
Temps écoulé depuis le dernier chaulage	Jamais.	Jamais.	Jamais.	Jamais.	Jamais.
Époque de la mise en culture.	Jamais.	Une vingtaine d'années.	Environ vingt-cinq ans.	Inconnue.	Environ tren ans.
Réputation de la terre . .	Médiocre.	Médiocre.	Médiocre.	Médiocre.	Médiocre.
Humidité du sol	Sec.	Sec.	Sec.	Humide.	Humide.
Profondeur de la nappe aquifère	A 1 mètre.	$0^{m}90$	$0^{m}50$	$0^{m}50$	$0^{m}60$
Le sol est-il drainé ? . . .	Non.	Non.	Non.	Non.	Non.
Devrait-il l'être ?	Non.	Non.	Non.	Oui.	Oui.
Le sol est-il en pente ? . .	Non.	Non.	Non.	Non.	Non.
Le sol se débarrasse-t-il facilement des eaux excédentes ?	Oui.	—	—	Non.	—
Nature du sol (d'après la carte géologique) . . .	Dunes littorales proprement dites.	Schorre très sableux endigué depuis 1872.		Sable à Cardium (voir fig.	

ls analysés.

	SOLS ARGILEUX					
F *Westende.*	G *Westcapelle.*	H *Westcapelle.*	I *Ramscapelle (lez-Nieuport).*	J *Ramscapelle (lez-Nieuport.)*	K *Zandvoorde (lez-Ostende)*	L *Zandvoorde (lez-Ostende).*
Champ le Pois.	Champ de Betteraves.	Champ de Pommes de terre.	Champ de Pois.	Champ d'Avoine.	Champ de Féveroles	Champ de Betteraves
rois ans.	Deux ans.	Un an.	Un an.	Trois ans.	?	Jamais.
us les ans, u purin.	Tous les trois ans.	Tous les deux ans.	Tous les quatre ans.	Tous les quatre ans.	Jamais?	Jamais au fumier.
Jamais.	Jamais.	Jamais.	Jamais.	Jamais.	Jamais.	Jamais.
Trois ans.	Inconnue.	Inconnue.	Inconnue.	Inconnue.	Inconnue.	Inconnue.
édiocre.	Terre fertile.	Terre de richesse moyenne.	Terre de richesse moyenne.	Terre de richesse moyenne.	Terre très fertile.	Terre très fertile.
Sec.	Sec.	Humide.	Sec.	Sec.	Sec.	Sec.
$0^{m}90$	—	—	—	—	$1^{m}25$	$1^{m}10$
Non.	Non.	Non.	Non.	Non.	Non.	Non.
Non.	Non.	Oui.	Non.	—	Non.	Non.
Non.	Non.	Non.	Non.	Non.	Non.	Non.
Oui.	Oui.	—	Oui.	—	Oui.	Oui.
193).	Limite de l'argile supér. et de l'argile inf. des polders.	Argile inférieure des polders.	Argile inférieure des polders.		Argile supérieure des polders.	

TABLEA

Analyse physique de la terr

	SOLS SABLEUX										
	DUNES		POLDERS SABLONNEUX								FLANDR
			Polders récents.				Sable à Cardium.				
	A *Cleemskerke.*		B *Knocke* (*Pineraie*).		C *Knoke* (*Pâture*).		D *Westende* (*Pâture*)	E (*Pommes de terre*)	F *Westende* (*Pois*).		*St-Andr* (*Bruyère*).
	Sol. Profondeur : 0^m15.	Sous-sol. Profondeur : 0^m15-0^m45.	Sol. Profondeur : 0^m20.	Sous-sol. Profondeur : 0^m20-0^m40.	Sol. Profondeur : 0^m20.	Sous-sol. Profondeur : 0^m20-0^m40.	Sol. Profondeur : 0^m35.	Sol. Profondeur : 0^m30.	Sol. Profondeur : 0^m20.	Sous-sol. Profondeur : 0^m20-0^m50.	Sol. Profondeur : 0^m40.
Eau à 150° C.	4.27	0.65	4.25	1.55	35.5	2.62	9.5	44.5	2.65	0.65	—
Résidu sur le tamis de 1 millimètre :											
Débris organiques. .	3.4	0.4	17.4	1.9	12.8	21.5	3.8	3.3	1.7	0.0	—
— minéraux . .	0.0	0.0	2.0	0.3	3.9	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	—
Terre fine, passant au tamis de 1 millimètre :											
Matières organiques .	10.3	1.6	15.5	5.5	78.6	8.8	220.3	52.5	11.5	1.9	—
Sable grossier, ne passant pas au tamis de $0^{mm}5$	2.6	2.9	17 8	10.7	15.8	27.9	1.6	3.0	3.4	2.9	905.3
Sable fin, ne passant pas au tamis de $0^{mm}2$.	954.5	944.7	915.0	950.7	604.2	849.1	605.0	892.3	943.7	977.7	
Sable poussiéreux, passant au tamis de $0^{mm}2$	27.2	25.1	26.7	18.0	128.2	36.7	160.4	39.5	35.5	13.7	
Argile	Traces	Traces	Traces	Traces	57.5	Traces	5.2	5.1	3.5	2.7	56.6
Différence considérée comme calcaire (¹).	2.0	25.3	5.6	12.3	99.0	55.6	3.7	4.3	0.7	1.1	—
Matière noire de Grandeau	1.8	Traces	Traces	0.0	Traces	Traces	82.0	17.0	Traces	0.0	Traces
Poids d'un litre de terre séchée à l'air : .	1^k475	1^k500	1^k350	1^k460	1^k000	1^k430	0^k925	1^k175	1^k450	1^k480	1^k330
Pouvoir absorbant de la terre séchée à l'air.	334	272	390	292	410	284	337	223	306	268	—

(¹) L'analyse est faite d'après la méthode de Schloesing. L'analyse chimique renseigne exactement sur *chée à l'air (1,000 parties).*

		SOLS ARGILEUX											
CAMPINE		G		H		I		J		K		L	
Genck (*Bruyère*)		*Westcapelle* (*Betteraves*)		*Westcapelle* (*Pommes de terre*)		*Ramscapelle* (*Pois*).		*Ramscapelle* (*Avoine*)		*Zandvoorde* (*Féveroles*).		*Zandvoorde* (*Betteraves*).	
Sol. Profondeur : 0^{m}20.	Sous-Sol. Profondeur : 0^{m}20-0^{m}40	Sol. Profondeur : 0^{m}30.	Sous-sol. Profondeur : 0^{m}30-0^{m}60.	Sol. Profondeur : 0^{m}30	Sous-sol. Profondeur : 0^{m}30-0^{m}60	Sol. Profondeur : 0^{m}30	Sous sol. Profondeur : 0^{m}30-0^{m}60.	Sol. Profondeur : 0^{m}25.	Sous-sol. Profondeur : 0^{m}25-0^{m}40.	Sol. Profondeur : 0^{m}20.	Sous-sol. Profondeur : 0^{m}20-0^{m}45.	Sol. Profondeur : 0^{m}20	Sous-sol Profondeur : 0^{m}20-0^{m}45.
6.41	20.36	42.43	48.02	32.76	33.60	48.07	32.82	45.64	67.42	46.00	40.54	41.52	41.62
1.66	0.34	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	0.2	0.0	Traces	Traces	Traces	Traces
22.49	11.68	Traces	Traces	Traces	Traces	0.8	Traces	0.5	0.0	Traces	Traces	Traces	Traces
18.19	27.66	30.0	24.9	25.2	14.0	38.2	36.2	52.5	43.2	45.2	29.3	92.6	71.2
66.97	59.38	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
63.16	521.99	18.4	11.2	21.7	10.3	26 5	15.3	182.8	137.3	37.9	12 6	37.5	85.6
09.63	270.85	575.9	566.4	633.6	619.7	606.9	618.7	522.3	519.3	568.3	653.3	462.6	488.9
10.28	16.08	238.7	255.0	195.7	199	221.0	121.4	158.1	152.4	216.4	236.4	160.2	122.7
1.66	—	137.0	142.5	123.8	157.0	106.6	208.4	83.6	147.8	132.2	68.4	247.1	231.6
12.25	—	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces
1^{k}340	1^{k}170	1^{k}350	1^{k}330	1^{k}350	1^{k}320	1^{k}275	1^{k}250	1^{k}340	1^{k}200	1^{k}150	1^{k}280	1^{k}140	1^{k}050
320	430	359	349	385	372	364	383	356	409	503	509	465	430

x en carbonates.

TABLEA

Analyse chimique de l

	SOLS SABLEUX										
	DUNES		POLDERS SABLONNEUX								FLANDR
			Polders récents.				Sable à Cardium.				
	A *Cleemskerke.*		B *Knocke* (*Pineraie*)		C *Knocke* (*Pâture*).		D *Westende* (*Pâture*)	E (*Pommes de terre*)	F *Westende* (*Pois*)		*St-Andr* (*Bruyère*).
	Sol. Profondeur : 0^m15	Sous-sol. Profondeur : 0^m15-0^m45.	Sol. Profondeur : 0^m20	Sous-sol. Profondeur : 0^m20-0^m40.	Sol Profondeur : 0^m20	Sous-sol Profondeur : 0^m20-0^m40.	Sol Profondeur : 0^m35.	Sol Profondeur : 0^m30.	Sol. Profondeur : 0^m20.	Sous sol. Profondeur : 0^m20 0^m50.	Sol. Profondeur : 0^m40
Matières combustibles et volatiles :	*10.50*	*1.65*	*15.77*	*5.51*	*79.97*	*9.02*	*221.17*	*52.70*	*11.58*	*1.95*	*9.40*
Azote organique	0.59	0.00	0.62	0.15	2.42	0.08	10.37	2.26	0.52	0.09	0.025
Azote ammoniacal.	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	Traces	0.16	0.05	0.01	0.01	Traces
Azote nitrique	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	Traces	0.02	0.03	0.01	0.01	Traces
Soluble à froid dans HCl (D = 1.18) :	*5.95*	*55.62*	*7.92*	*14.59*	*116.60*	*65.88*	*29.45*	*12.55*	*5.18*	*3.21*	*6.59*
Oxyde de fer et alumine	1.76	0.65	2.13	1.97	13.11	4.96	12.33	6.85	1.87	1.88	4.90
Chaux	1.08	12.75	3.09	6.73	56.91	32.35	12.36	3.53	0.41	0.36	0.25
Magnésie	0.25	0.63	0.23	0.24	3.33	1.07	0.35	0.41	0.23	0.22	0.14
Soude	0.30	0.26	0.15	0.16	0.45	0.36	1.53	0.23	0.08	0.16	0.55
Potasse	0.05	0.09	0.09	0.06	0.63	0.28	0.11	0.14	0.08	0.08	0.45
Acide phosphorique	0.25	0.34	0.28	0.26	0.69	0.36	0.71	0.55	0.13	0.12	0.03
— sulfurique	0.11	0.05	0.05	0.03	0.74	0.12	1.23	0.37	0.07	0.24	0.10
— carbonique	0.10	8.81	1.84	5.08	40.64	24.30	0.55	0.31	0.25	0.10	0.14
— silicique	0.06	0.03	0.05	0.04	0.09	0.06	0.08	0.08	0.05	0.04	0.03
Chlore	0.01	0.01	0.01	0.02	0.01	0.02	0.20	0.06	0.01	0.01	Traces
Insoluble à froid dans HCl, sol. dans HFl :	*985.75*	*964.75*	*976.51*	*979.90*	*805.45*	*927.10*	*749.58*	*954.77*	*985.24*	*994.84*	*966.51*
Potasse	8.65	7.40	2.73	4.37	7.70	13.42	4.63	5.78	4.71	5.54	—
Chaux	Traces	Traces	Traces	Traces	3.52	3.13	2.53	2.10	2.34	0.87	—
Magnésie	Traces	Traces	Traces	Traces	2.72	1.80	0.34	1.18	0.53	0.76	—
Acide phosphorique	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	0.00	0.00	—
Oxyde de fer et alumine	20.60	22.67	16.84	13.47	37.87	13.21	19.67	21.97	20.94	16.71	—

rre fine (1,000 parties).

CAMPINE		SOLS ARGILEUX											
		G		H		I		J		K		L	
Genck (*Bruyère*).		*Westcapelle* (*Betteraves*)		*Westcapelle* (*Pommes de terre*).		*Ramscapelle* (*Pois*)		*Ramscapelle* (*Avoine*).		*Zandvoorde* (*Féveroles*).		*Zandvoorde* (*Betteraves*).	
Profondeur : 0m20.	Sous-sol. Profondeur : 0m20-0m40.	Sol. Profondeur : 0m30.	Sous-sol. Profondeur : 0m30-0m60.	Sol. Profondeur : 0m30.	Sous-sol. Profondeur : 0m30-0m60.	Sol. Profondeur : 0m20.	Sous-sol. Profondeur : 0m30-0m60.	Sol. Profondeur : 0m25.	Sous-sol. Profondeur : 0m25-0m50.	Sol. Profondeur : 0m20.	Sous-sol. Profondeur : 0m20-0m45.	Sol. Profondeur : 0m20.	Sous-sol. Profondeur : 0m20-0m45.
18.75	*28.59*	*50.02*	*24.98*	*25.27*	*14.05*	*38.21*	*36.25*	*52.57*	*43.27*	*45.20*	*29.50*	*92.59*	*71.20*
0.14	0.16	1.50	1.29	1.30	0.74	1.12	0.57	1.40	1.01	1.34	0.57	1.04	1.45
0.02	0.02	0.02	0.01	0.03	0.02	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.02	0.01
races	Traces	0.01	0.01	0.01	0.01	Traces	Traces	Traces	Traces	0.01	0.01	0.01	0.01
4.31	*14.52*	*156.96*	*156.22*	*137.02*	*174.71*	*132.78*	*227.97*	*106.53*	*178.91*	*167.59*	*104.41*	*294.59*	*307.25*
2.52	13.23	21.33	23.23	18.11	19.77	24.86	17.62	22.60	21.14	33.26	32.86	36.71	40.21
0.25	0.04	65.23	64.48	63.84	74.44	51.08	113.04	39.27	86.61	69.92	35.33	142.00	146.39
0.03	0.10	11.92	12.55	6.15	13.59	8.71	7.45	5.52	7.75	8.02	7.70	9.03	9.30
0.64	0.53	0.29	0.32	0.30	0.86	0.40	0.44	0.32	0.26	0.53	0.38	0.75	1.00
0.03	0.02	1.35	1.08	0.71	1.05	1.47	0.68	1.12	1.28	1.88	1.83	1.88	1.65
0.13	0.28	0.86	0.85	0.65	0.67	0.73	0.69	0.65	0.75	1.07	0.89	1.24	1.14
0.09	0.13	0.35	0.28	0.29	0.25	0.32	0.47	0.27	0.31	0.36	0.17	0.58	0.74
0.37	—	55.51	52.31	46.84	63.95	45.04	87.48	36.67	60.69	52.25	25.17	102.30	106.69
0.24	0.18	0.10	0.10	0.11	0.11	0.16	0.09	0.10	0.11	0.09	0.07	0.07	0.08
0.01	0.01	0.02	0.02	0.02	0.02	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.01	0.03	0.03
76.74	*956.89*	*813.02*	*818.80*	*837.71*	*811.24*	*829.01*	*735.78*	*840.90*	*777.82*	*787.41*	*866.29*	*612.82*	*621.57*
1.79	2.47	17.89	17.66	16.98	17.65	15.42	13.97	15.41	17.56	17.02	17.24	16.22	14.94
4.52	11.13	Traces	Traces	Traces	Traces	2.69	4.33	2.94	3.89	Traces	Traces	Traces	Traces
2.42	3.06	8.38	9.47	7.09	5.52	7.54	6.86	7.11	10.19	6.94	6.36	5.90	6.99
0.22	0.08	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	Traces	0.29	0.36	1.10	0.48
—	—	95.84	80.65	60.52	63.38	101.97	83.33	92.50	130.28	109.75	104.03	100.32	126.63

Coxyde : I. de dunes mobiles, non loin de la mer, où croît *Carex arenaria* et *Ammophila arenaria;* II. d'une panne humide où vit toute la flore caractéristique de cette station; III. de dunes fixées, avec *Galium verum*, *Jasione montana, Hieracium umbellatum*, etc.

Voici les résultats de ces analyses, pour lesquelles je suis heureux d'offrir mes sincères remercîments à M. Grégoire.

TABLEAU K.

Analyse physique et chimique du sable des dunes de Coxyde.

	I Dunes mobiles.	II Panne humide.	III Dunes fixées.
Analyse physique (1,000 parties de terre).			
Résidu sur le tamis de 1 millimètre :			
Débris organiques	0.2	1.6	2.0
Cailloux et débris minéraux. . .	1.6	7.4	0.5
Terre fine passant au tamis de 1 millimètre :			
Matières organiques	2.3	11.4	3.1
Sable grossier (plus gros que 0^{mm}2).	410.6	296.5	233.0
Sable fin (de 0^{mm}2 à 0^{mm}1) . . .	585.3	683.1	761.4
Analyse chimique (1,000 parties de terre).			
Matières combustibles et volatiles :	2.41	11.53	3.10
Azote total	0.09	0.47	Traces.
Soluble dans HFl :			
Oxyde de fer et alumine	27.50	27.50	35.28
Chaux	26.12	17.15	34.70
Magnésie	0.03	0.82	1.95
Potasse	7.01	8.64	11.01
Acide phosphorique	0.32	0.26	0.49

B. — *Les matières alimentaires des divers sols.*

La comparaison des tableaux *H*, *I*, *J* et *K* ne laisse aucun doute quant aux grandes différences dans les quantités de substances assimilables que renferment les sols des districts étudiés.

Dans les sols sableux, la fertilité dépend directement de la richesse en sels nutritifs, tout au moins d'après les idées généralement reçues. D'ailleurs, comme le remarque très justement M. Ramann (p. 203), le fait qu'on utilise la méthode des cultures dans le sable pour apprécier la valeur fertilisante des engrais indique qu'il y a une relation immédiate entre la récolte et la composition chimique du sable.

D'une façon générale, le sable des dunes est pauvre en matières utilisables, surtout en acide phosphorique et en azote. Dans les sables récemment endigués près du Zwyn, à Knocke (colonnes B et C du tableau *J*), les sels alimentaires sont notablement plus abondants. Le sable à Cardium de Westende (colonnes D, E et F du tableau *J*) n'est guère plus riche que les dunes; la chaux y est plus rare (comparer au tableau *K*). — Si maintenant on compare les sables du littoral à ceux qui constituent le sol dans les bruyères flandriennes et campiniennes (voir tableau *J*), on remarque que la teneur en acide phosphorique, azote, etc., se rapproche de celle du sable à Cardium, mais que le manque de chaux est encore plus accentué dans les bruyères qu'il ne l'est dans le sable à Cardium.

Dans les polders argileux, les matières assimilables sont, d'une manière générale, plus abondantes que dans les dunes et dans les polders sablonneux. Cette différence apparaît déjà nettement quand on compare le total des substances qui sont solubles à froid dans l'acide chlorhydrique : alors que les sables ne cèdent à l'acide chlorhydrique que de 3.95 à 116.60 °/oo de substance, les argiles en abandonnent de 114,41 à 307,23 °/oo. La comparaison des teneurs en potasse, acide phosphorique, etc., montre également que les argiles sont plus riches que les sables.

Les analyses d'argiles renseignées dans le tableau *J* indiquent qu'il y a une remarquable concordance entre la réputation des divers champs (voir tableau *H*) et la composition chimique des sols : les champs qui sont considérés comme les plus fertiles sont aussi ceux qui contiennent le plus de substances alimentaires (ce sont les champs de Zandvoorde, colonnes K et L); puis vient le champ de la colonne G (de Westcapelle), moins riche; et enfin les champs des colonnes H (de Westcapelle) et I et J (de Ramscapelle), dont la réputation est moins bonne et où la potasse, l'acide phosphorique, etc., sont moins abondants.

Si, maintenant, nous comparons certaines terres argileuses avec certaines terres sableuses, nous remarquons tout de suite que la constitution chimique n'est pas le seul facteur de fertilité. Ainsi le sable de la pâture de Knocke (colonne C) et l'argile de Westcapelle (colonne H) renferment environ les mêmes doses de potasse et d'acide phosphorique; et cependant le premier serait à peine capable de porter une récolte, tandis que la seconde constitue une terre fertile.

Malgré ces quelques contradictions, nous sommes autorisés à classer les sols des districts littoraux et alluviaux de la façon suivante :

A. Sols sableux, stériles :
  a) Assez riches en calcaire : *dunes*.
  b) Assez pauvres en calcaire : *sable à Cardium*.
B. Sols argileux, fertiles :
  a) Chargés de sels marins : *alluvions marines*.
  b) Dessalés : *polders marins*.
  c) Déposés dans l'eau douce : *alluvions fluviales et polders fluviaux*.

C. — *Importance du calcaire.*

Il existe une ancienne querelle entre les botanistes qui admettent que la richesse d'un sol en calcaire suffit à éloigner certaines espèces et à en attirer d'autres, — et ceux qui prétendent que ce n'est pas réellement le calcaire comme substance chimique qui est en jeu. Je n'ai pas l'intention de faire ici un historique de cette question. Dans ces dernières années, d'excellentes mises au point ont été faites par Schimper (*1898*, p. 111), M. Solms-Laubach (*1905*, p. 106) et M. Flahault (*1907*, p. 270). La conclusion générale, exprimée par ces auteurs, est celle-ci : le calcaire, en quantité un peu considérable, est un poison pour certaines plantes, telles que *Cytisus scoparius, Calluna vulgaris*, les *Sphagnum*, etc., tandis que d'autres espèces le supportent impunément, par exemple *Hippocrepis comosa*. Mais la localisation, généralement fort stricte, des plantes calcifuges et des plantes calcicoles est souvent amenée par la lutte pour l'existence : beaucoup d'espèces habiteraient indifféremment les sols calcaires ou les sols pauvres en calcaire, si d'autres plantes, mieux adaptées à vivre dans ces conditions déterminées, ne venaient pas leur faire une concurrence désastreuse.

Dans cette conception, on admet que le calcaire est effectivement toxique pour certaines espèces. Or voici que des expériences nouvelles indiquent que cette toxicité n'existe pas. M. Graebner (*1907*, p. 144) relate des expériences faites par M. Weber, d'après lesquelles on peut cultiver des *Sphagnum* (les plus nettement calcifuges de toutes les plantes) dans de l'eau à laquelle on ajoute un excès de craie, et qui est donc saturée de bicarbonate de calcium. M. Graebner (*1901*, p. 143) admet que ce n'est pas la chaux qui est un poison pour les plantes soi-disant calcifuges, mais bien les sels nutritifs en général : ces espèces seraient donc liées à un sol très pauvre en aliments.

Quelle que soit la raison qui éloigne les plantes calcifuges de certains terrains, il est incontestable que dans les districts littoraux et alluviaux, ces espèces ne se rencontrent qu'en un petit nombre de points (voir carte 12, hors texte), où le sol est pauvre à la fois en sels nutritifs et en calcaire.

D. — *Composition chimique des eaux.*

Les analyses de terre sont souvent difficiles à interpréter à cause de la grande complexité des facteurs qui agissent simultanément dans le sol. La valeur d'un terrain comme support de la végétation dépend non seulement de sa composition chimique, mais aussi de son état physique, par exemple de sa structure grumeleuse ou élémentaire (voir p. 304), de la facilité avec laquelle il retient l'eau ou la laisse filtrer, de son aptitude à se réchauffer ou à se refroidir, de la rapidité avec laquelle les gaz y circulent, et de bien d'autres causes, dont plusieurs sans doute nous échappent encore. Il semble à première vue qu'on pourrait lever la plupart de ces difficultés, si, au lieu de la terre solide, on étudiait les eaux. Celles-ci, en effet, ne diffèrent que par leur composition chimique, puisque dans toutes les eaux des fossés, des mares, des étangs, des rivières... les conditions physiques sont sensiblement équivalentes. A quoi alors peuvent tenir les diversités des flores aquatiques, sinon à des différences dans leur composition chimique?

Guidé par cette pensée, j'avais demandé à M. Léon Herlant, docteur en sciences et chef des travaux chimiques à l'École de pharmacie de l'Université de Bruxelles, de faire un certain nombre d'analyses d'eaux provenant des districts littoraux et alluviaux. Je le remercie cordialement de l'obligeance avec laquelle il a accepté de faire des analyses aussi minutieuses et détaillées que celles que je désirais.

Le tableau *L* (p. 322-325) donne ces analyses. Disons d'abord un mot de la provenance des diverses eaux qui ont été examinées. Tous les échantillons avaient été pris par moi-même en 1904.

A. Petit fossé de drainage, entre les cultures dans les pannes, à Coxyde.

B et F. Mare d'environ 50 mètres carrés, creusée en 1902 dans le Terrain expérimental du Jardin botanique, à Coxyde, près de l'endroit où a été pris l'échantillon de sable III du tableau *K*. (Voir phot. 53.)

C et G. Trou d'environ $^1/_2$ mètre carré, creusé en 1902 dans le Terrain expérimental du Jardin botanique, à Coxyde.

D. « Mare aux Canards », située dans les dunes de Coxyde. (Voir phot. 54.)

E. « Mare des Kelders », située dans des pannes servant de pâturages, à Coxyde, près de l'endroit où a été pris l'échantillon de sable II du tableau *K*. (Voir phot. 55.)

H. Puits d'une maison établie sur les dunes fixées à Coxyde; le puits a 12 mètres de profondeur. La maison est figurée sur la photographie 68.

I. Puits sur la plage de Coxyde, à une dizaine de mètres en amont de la laisse des marées de vive eau; ce puits a environ 3 mètres de profondeur.

J. Mare d'environ 4 mètres carrés, dans la bruyère, sur le sable à Cardium, à Westende. La photographie 169 a été faite près de cette mare.

K et L. L'Escaut, à Burght, où l'eau n'est jamais nettement saumâtre.

M et N. L'Escaut, à Lillo, où l'eau est salée.

O. Eau de la mer du Nord « entre la Belgique et l'Angleterre », d'après le Dictionnaire de Chimie, de Würtz, t. I, p. 1210.

P. Ruisselet le long de la route de Coxyde à Furnes, près de Coxyde. C'est un affluent du Lang-Geleed.

Q. Lang-Geleed, à Coxyde. C'est un large fossé servant à l'évacuation des eaux des polders. (Voir carte 2, A.)

R. Fossé servant au drainage des polders à Coxyde; c'est un affluent du Lang-Geleed.

S. Mare n'ayant aucune communication avec des fossés, dans une prairie des polders, à Coxyde.

T. Mare creusée dans le Terrain expérimental établi par le Jardin botanique, dans la ferme « de Groote Kwinte », à Coxyde. La mare avait été creusée une dizaine de mois avant la prise d'échantillon d'eau.

U. Étang du Blanckaert, au sud de Dixmude. L'étang a environ 80 hectares. (Voir phot. 143 à 146.)

V. Yser canalisé à Stuyvekenskerke, à 15 kilomètres en amont de l'écluse qui barre l'Yser à Nieuport.

W. Canal de Plasschendaele, à Nieuport, immédiatement en amont de l'écluse qui sépare ce canal de la partie marine de l'Yser.

X. Canal de Loo, près de Fintelle, où ce canal débouche dans l'Yser canalisé (dont il est séparé par une écluse).

Y. Fossé d'une prairie à Palingbrugge (Lombartzyde) tout près du fossé suivant.

Z. « Fossé aux Ruppia », C'est un fossé qui fait partie des anciennes fortifications de Nieuport. Il est situé à Lombartzyde, sur la rive droite de l'Yser, et communique par des vannes avec l'Yser dans sa partie marine.

AA. Fossé dans le polder de Hingenebroeck, près de Notelaer. (Voir carte 4, A.)

BB. Fossé entourant une ferme, à Donck (Berlaere). Ce fossé est marqué sur la carte 3, C, en dessous du mot « Donck ».

CC. Etang d'Overmeire. L'étang a environ 80 hectares. (Voir phot. 148 à 150, et carte 3, C.)

Si l'on considère la flore dans les diverses eaux, on remarque bientôt que dans les eaux des dunes et du sable à Cardium, les plantes sont moins vigoureuses que dans les eaux de l'Escaut et des polders argileux, tant marins que fluviaux. Ainsi, dans les dunes, les feuilles flottantes de *Polygonum amphibium* ne deviennent pas moitié aussi grandes que celles de la même plante dans les polders; les *Potamogeton densus* restent également beaucoup plus malingres dans les dunes; les *Phragmites* réussissent rarement à fleurir. Ajoutons que les plantes à végétation très rapide, telles que les *Lemna*, *Zannichellia*, *Hydrocharis*, *Elodea*, *Apium nodiflorum*, etc. qui envahissent les fossés des polders et les comblent en peu de semaines, à tel point qu'on n'aperçoit plus l'eau, manquent ou sont exceptionnelles dans les dunes. Les mares des sables n'hébergent que des plantes à croissance lente; jamais elles ne renferment des masses de verdure touffue et encombrante, comme on en voit dans les eaux des polders.

Il est bien évident que les plantes habitant les fossés des polders ne peuvent se développer avec une intensité aussi remarquable, que si elles trouvent en abondance les matières nécessaires à l'édification de leurs tissus; d'autre part, la lenteur de la croissance des plantes aquatiques de la dune, ainsi que leur incapacité à fleurir, ne s'expliquent que si l'on admet qu'elles souffrent du manque de sels nutritifs. Comparons à ce point de vue les eaux des dunes (colonnes A, B, C, du tableau *L*), et celles des polders (colonnes P, Q, R, S), et limitons-nous aux analyses faites en mars et avril, c'est-à-dire à la saison où la végétation va se remettre en train. Le résultat des analyses ne laisse aucune hésitation : les eaux des polders sont notablement plus riches en potasse, en chaux, en acide phosphorique; les quantités d'azote sont à peu près les mêmes.

Quelle est la composition des eaux de la dune à la fin de l'été?

Les plantes ont alors atteint leur maximum de développement et elles ont donc appauvri le liquide où elles ont vécu. Mais d'un autre côté, une évaporation intense s'est effectuée pendant toute la saison chaude, ce qui a naturellement amené une concentration du liquide : le diagramme (5 hors texte) montre que le niveau de l'eau dans la mare du Terrain expérimental était, au commencement d'avril (analyse B du tableau *L*), à plus de 80 centimètres, et à la fin de septembre (analyse F du tableau *L*), à 36 centimètres.

Mettons en regard les analyses B et C d'une part, et F et G d'autre part, qui nous renseignent sur la composition des mêmes points. A la fin de l'été, la proportion de Cl Na a augmenté, ce qui se comprend fort bien, puisque ce sel n'a guère été employé par les plantes. Mais la proportion de K Cl a baissé énormément, malgré l'évaporation de l'eau : toute la provision de potasse que contenait la mare a été enlevée par les plantes. Quant à la chaux, dans l'un des cas, elle a augmenté ; dans l'autre (F), elle a diminué, mais cette diminution est probablement due à la pullulation des *Chara* qui ont précipité une grande partie du calcaire.

Les analyses d'une même mare à des saisons différentes nous montrent que l'on ne peut comparer les analyses d'eaux de mares ou de fossés que pour autant qu'on ait soin de tenir compte seulement des analyses faites à la même époque. Ainsi, nous ne pouvons comparer l'eau du sable à Cardium (analyse J) qu'à celle de la mare et du terrain expérimental des dunes (F et G) et à celle de la mare du terrain expérimental des polders (T). Nous constatons ainsi que l'eau du sable à Cardium est plus pauvre en calcaire que celle des polders et celle du trou dans les dunes (G) (¹). A la fin de l'été, quand les analyses ont été faites, il ne reste plus guère de potasse que dans les polders. Quant à l'acide phosphorique, il est relativement abondant dans les polders et dans le sable à Cardium.

Dans les fleuves, dans les rivières, dans les canaux communi-

---

(¹) Nous avons vu plus haut que la mare des dunes (F) est habitée par d'innombrables *Chara* qui se sont sans doute emparés du calcaire.

TABLEA

Analyses chimiqu

	DUNES D					
	PRINTEMPS			ÉTÉ E		
	A (5-IV-04) — Fossé de drainage.	B(¹) (5-IV-04) — Mare du Terr. expérim.	C(²) (5-IV-04) — Trou du Terr. expérim.	D (5-VIII-04) — Mare aux Canards.	E (5-VIII-04) — Mare des Kelders.	F(¹) (28-IX-0 — Mare d Terr. expéri
NH_3 salin	0.00012	0.000024	0.00006	0.00105	0.00045	0.0002
NH_3 albuminoïde	0.00049	0.00018	0.00069	0.00065	0.0008	0.0002
NO_3H	0.00124	000	000	0.00124	000	000
NO_2H	Traces.	000	000	Traces.	000	000
KCl	0.0057	0.0143	0.0042	0.043	0.0383	Traces
CaO	0.161	0.057	0.093	0.1087	0.1139	0.0362
MgO	Traces.	Traces.	Traces.	Traces.	000	000
Fe_2O_3	0.0004	000	0.0005	0.00056	000	000
P_2O_5	Traces.	Traces.	Traces.	000	000	000
SO_3	Traces.	Traces.	Traces.	000	0.0721	000
SiO_2	0.032	0.014	0.008	0.012	0.016	0.007
NaCl	—	0.0207	0.0316	0.1519	0.1344	0.0409
Grammes d'O nécessaires à l'oxydation des matières organiques	0.00433	0.00205	0.00508	0.0073	0.0010	0.0014
Résidu solide total	0.492	0.136	0.234	0.608	0.612	0.132

(¹) B et F sont comparables entre eux. — (²) C et G sont comparables entre eux.

'eaux (*1,000 parties*).

COXYDE			SABLE A CARDIUM	EAU DE L'ESCAUT				O
AUTOMNE								EAU DE LA MER.
G (2) (28-IX-04) — Trou du Terr. expérim.	H (28-IX-04) — Puits dans les dunes.	I (28-IX-04) — Puits sur la plage.	J (1-X-04) — Westende.	K (19-VI-04) — Escaut à Burght. (Marée haute.)	L (19-VI-04) — Escaut à Burght. (Marée basse.)	M (20-VI-04) — Escaut à Lillo. (Marée haute.)	N (20-VI-04) — Escaut à Lillo. (Marée basse.)	
0.00031	0.000025	0.000035	0.00048	0.00007	0.00012	0.00020	0.00033	
0.00033	0.000072	0.000075	0.00061	0.00047	0.00044	0.00028	0.00034	
Traces.	0.0045	0.0011	Traces.	000	000	000	000	
000	000	Traces.	000	000	000	000	000	
Traces.	0.0335	0.0837	Traces.	0.0478	0.0297	0.1818	0.1603	0.635
0.1243	0.1010	0.1165	0.0673	0.1653	0.1679	0.2645	0.2315	0.453
000	000	0.0396	000	0.1729	0.0432	0.5620	0.4719	1.968
000	000	0.0013	0.00071	000	000	000	000	
000	000	000	0.0084	Traces.	Traces.	Traces.	Traces.	
000	000	0.0686	000	0.2129	0.1030	0.6181	0.4910	2.149
0.005	0.010	0.022	0.002	0.050	0.024	0.020	0.026	
0.0526	0.0467	0.4735	0.0643	2.1630	0.6609	8.4767	6.489	25.515
0.0032	0.0012	0.0015	0.0107	0.0076	0.0079	0.0088	0.0103	
0.308	0.236	0.820	0.172	3.126	1.098	10.208	8.640	32.800

TABLEA

	POLDERS DE COXYDE					
	PRINTEMPS				AUTOMNE	
	P (26-III-04) — Ruisselet.	Q (26-III-04) — Lang-Geleed.	R (28-III-04) — Fossé.	S (28-III-04) — Mare de prairie.	T (1-X-04) — Mare du Terr. expérim. des polders.	U (9-VIII- — Étang du Blanckae
NH^3 salin	0.000056	0.000098	0.00004	0.00014	0.00034	0.00016
NH^3 albuminoïde	0.00020	0.00021	0.00017	0.00030	0.00039	0.00057
NO^3H	000	000	000	000	Traces.	000
NO^2H	000	000	000	000	Traces.	Traces
KCl	0.0214	0.0628	0.0104	0.0238	0.0359	Traces
CaO	0.135	0.137	0.130	0.131	0.0854	0.0699
MgO	Traces.	Traces.	Traces.	Traces.	Traces.	Traces
Fe^2O^3	0.00035	0.00070	0.0005	0.00037	000	000
P^2O^5	0.0084	0.0106	0.0032	0.0063	0.0115	000
SO^3	Traces.	Traces.	Traces.	Traces.	000	0.0240
SiO^2	0.030	0.0266	0.023	0.033	0.036	0.008
NaCl	—	0.1666	0.0561	0.063	0.0759	0.1227
Grammes d'O nécessaires à l'oxydation des matières organiques	0.00292	0.0032	0.00301	0.00433	0.0053	0.0072
Résidu solide total	0.395	0.594	0.390	0.420	0.524	0.344

(suite).

UTRES POLDERS MARINS				EAU SAUMATRE	POLDERS FLUVIAUX		
V c-VIII-04) — Yser à uyvekenskerke.	W (18-VIII-04) — Canal de Plasschendaele à Nieuport.	X (18-VIII-04) — Canal de Loo, à Fintelle.	Y (14-V-04) — Fossé à Palingbrugge.	Z (14-V-04) — Fossé aux *Ruppia*.	AA (30-VI-04) — Fossé à Hingene.	BB (31-V-04) — Fossé à Donck (Berlaere).	CC (31-V-04) — Étang d'Overmeire.
0.00014	0.00086	0.00007	0.00174	0.00094	0.0013	0.0008	0.00014
0.0009	0.00058	0.00035	0.00240	0.00092	0.0015	0.0026	0.00074
000	000	Traces.	0.00124	0.0006	000	0.0037	0.0024
Traces.	000	000	0.0015	000	Traces.	000	0.002
0.0694	0.2274	0.1101	0.1849	0.1005	0.0143	0.0128	0.0095
0.2618	0.2149	0.1605	0.1858	0.1807	0.0712	0.1196	0.0865
0.2377	0.2882	0.2450	0.1693	0.3404	Traces.	0.0216	0.0144
0.0035	0.0042	000	0.0065	0.0046	0.0026	0.1275	0.0024
0.0125	0.0104	0.0158	0.0102	Traces.	Traces.	0.0064	Traces.
0.4670	0.3296	0.2918	0.1201	0.3640	0.0068	Traces.	0.0274
0.028	0.040	0.020	0.018	0.056	0.006	0.008	0.010
6.3721	4.5014	3.9068	2.0519	5.0567	0.1227	0.0467	0.0526
0.0086	0.0093	0.0054	0.0257	0.0137	0.081	0.0297	0.0054
7.956	5.688	4.972	2.914	6.282	0.346	0.392	0.242

quant avec des rivières, et dans des étangs, il y a un renouvellement constant de l'eau et l'influence des saisons est naturellement moins marquée. Aussi les analyses d'eaux de l'Escaut (K, L, M, N), de l'Yser (V), des canaux de Plasschendaele (W) et de Loo (X), des étangs du Blanckaert (U) et d'Overmeire (CC), enfin du fossé aux *Ruppia* (Z), ont-elles une valeur plus générale que celles de mares ou de fossés dans lesquels l'eau ne se remplace pas. Pourtant, disons tout de suite que les effets de l'absorption des sels nutritifs par la végétation et ceux de la concentration due à l'évaporation pourraient bien aussi se faire sentir dans les canaux et les étangs : le niveau de l'eau dans le Blanckaert et dans l'étang d'Overmeire subit des variations de 3 à 4 centimètres.

Examinons les eaux que nous venons d'énumérer. L'eau de l'étang d'Overmeire (CC), analysée à la fin de mai, est assez riche en sels assimilables; la végétation y est d'ailleurs fort abondante, et elle comporte beaucoup d'espèces très exigeantes, telles que *Lemna*, *Elodea*, *Stratiotes*, etc. L'eau du Blanckaert (U) est beaucoup moins riche; il est bien vrai qu'elle a été examinée en août, alors que les végétaux ont presque atteint le maximum de leur taille; mais j'ai la conviction qu'elle est réellement moins bien fournie de sels nutritifs. En effet, cet étang est alimenté par des ruisseaux qui descendent des terrains flandriens. De plus, sa flore ne contient qu'à titre exceptionnel les *Lemna*, *Elodea* et autres plantes d'eaux très riches; la flore des Algues indique également que l'eau n'y possède pas la même qualité alimentaire que dans les fossés des polders ou dans l'étang d'Overmeire (1).

L'Yser canalisé (V), le canal de Plasschendaele (W) et le canal de Loo (X) ont des eaux fort riches; la grande teneur en chlorure de sodium et en sulfate de magnésium semble indiquer qu'il y a dans l'Yser et jusque dans le canal de Loo un mélange d'eau de mer et d'eau douce. L'eau de mer pénètre dans l'Yser et dans le canal de Plasschendaele par les vannes des écluses; à marée haute, le niveau de la mer est supérieur à celui de la rivière ou du canal. Les quantités d'eau qui entrent ainsi sont en général assez faibles; une composition comme celle de l'analyse V est tout à fait exceptionnelle. Dans le fossé aux *Ruppia* (Z), on laisse entrer souvent de l'eau de mer.

---

(1) Voir sur ce point le travail de M^lle^ Wery, dans ce même volume du *Recueil*.

L'eau de l'Escaut, à Lillo, varie beaucoup avec la marée. Lorsque celle-ci est haute (M) et qu'elle fait refluer l'eau de la mer, l'Escaut contient un liquide qui se rapproche beaucoup de l'eau de mer. A marée basse (N), les eaux d'amont opèrent une dilution appréciable, mais l'eau reste pourtant très salée. A Burght, la marée haute amène encore pas mal de sels marins (K) qui ne disparaissent pas même totalement à marée basse (L).

⁂

Faisons maintenant une restriction à l'affirmation, énoncée plus haut, d'après laquelle les eaux des districts littoraux et alluviaux ne se distinguent que par leurs propriétés chimiques. Il y a également un facteur purement mécanique qui les différencie : c'est le mouvement. Dans les mares, les fossés et les canaux, l'eau est pratiquement sans courant. Il en est de même de l'Yser. Cette rivière, barrée par une écluse, ne coule que lorsque l'on ouvre celle-ci. Or cela n'arrive guère que lors des fortes pluies d'hiver, c'est-à-dire pendant la saison où la végétation est engourdie. Pendant l'été, l'eau est pour ainsi dire stagnante, tout au moins dans la portion inférieure du cours jusque vers Dixmude; aussi des espèces qui ne supportent pas le courant, telles que *Limnanthemum nymphaeoides*, *Polygonum amphibium* (flottants) et *Hydrocharis* y couvrent-elles l'eau d'un tapis serré. Dans la partie plus haute de son cours, ainsi que dans les affluents, il y a un léger mouvement de l'eau, même en été; toutefois, les plantes flottantes y vivent également.

Tout autres sont les conditions dans l'Escaut et ses affluents. Ici la marée remonte deux fois chaque jour jusqu'aux limites du district alluvial, et il y a donc un courant qui, sans être rapide, suffit néanmoins à empêcher le développement de plantes flottantes. Le courant est dirigé alternativement vers l'aval à marée descendante, et vers l'amont à marée montante.

On peut classer les principales eaux des districts littoraux et alluviaux de la façon suivante, en tenant compte à la fois de leur composition chimique et de leurs mouvements :

- *A*. Eaux pauvres en sels nutritifs, immobiles. Mares et fossés : *dunes et sable à Cardium.*
- *B*. Eaux riches en sels nutritifs.
  - *a*) Eaux tranquilles.
    - Mares et fossés, sans renouvellement : *polders.*
    - Rivières, étangs et canaux communiquant avec des rivières : *polders.*
  - *b*) Eaux avec courants dus aux marées.
    - Eaux douces ou à peine saumâtres : *alluvions fluviales.*
    - Eaux salées : *alluvions marines.*

Ainsi que le montre ce tableau, les eaux des dunes et du sable à Cardium ne sont pas seulement pauvres en sels assimilables; elles sont en outre immobiles, ce qui rend encore plus pénible l'alimentation des végétaux qui les habitent; ajoutons enfin que ces mares et ces fossés sont toujours de petites dimensions. Il y a donc, comme on le voit, plusieurs facteurs qui agissent dans le même sens pour empêcher que des plantes quelque peu exigeantes, au point de vue de la nourriture minérale, n'aillent coloniser les eaux des dunes et des polders sablonneux.

E. — *Richesse du sol en matières organiques.*

Tous les restes de plantes et d'animaux finissent par se transformer dans le sol en substances minérales. Mais cette décomposition, qui s'opère surtout par l'action des Bactéries et des Champignons, est fort lente, et ses phases successives ne sont pas bien connues. Il y a d'abord production de corps plus riches en carbone que les substances organisées primitives; puis ces substances noires, qui ont encore conservé des traces de la structure organisée, et qui constituent ensemble l'humus, sont oxydées de plus en plus, jusqu'à ce que finalement tout le carbone devienne de l'anhydride carbonique, l'hydrogène de l'eau, l'azote de l'ammoniaque, puis de l'acide nitrique. (Voir Ramann, *1905*; Hilgard, *1906*; Mayer, *1901*.)

On se rend facilement compte de la proportion d'humus contenue dans la terre, d'après la teinte plus ou moins noire que prend la terre quand on la mouille. Le tableau *I* (p. 310) donne des chiffres précis (la matière noire de Grandeau représente les substances organiques dont la décomposition est encore peu avancée).

La teneur des divers sols en matière noire est très variable. Deux des terres de Westende (sable à Cardium) en renferment des quantités énormes, alors que la plupart des autres sols sableux du littoral et tous les sols argileux n'en ont que des traces (¹).

L'importance de l'humus dépend de la structure physique du sol. L'un des principaux effets de la présence de l'humus est, en effet, de retenir l'eau et certaines matières minérales; mais cette même rétention est aussi réalisée par l'argile. On comprend donc que si l'humus est fort avantageux dans les sables, son utilité est beaucoup moindre dans les sols argileux : au point de vue physique, il n'intervient ici que pour faciliter l'obtention de la structure grumeleuse (voir Ramann, *1905*, p. 152) et pour donner de la porosité au sol trop compact.

Mais les matières organiques jouent aussi dans le sol un rôle chimique considérable. Tout l'azote que les végétaux absorbent provient soit de la matière organique enfouie dans la terre, soit de l'atmosphère; mais dans les deux cas, l'azote n'est utilisable par les végétaux habituels qu'après avoir été combiné à l'oxygène, par l'intermédiaire de certains microbes habitant l'humus. Il y a donc une relation entre la richesse d'un sol en matières organique et sa richesse en azote combiné. Les tableaux *I* et *J* montrent que les teneurs en matières organiques et en azote combiné varient dans le même sens.

Enfin, les matières organiques agissent encore autrement sur la flore. Les Champignons saprophytes ne peuvent vivre que dans des endroits où ils trouvent de la substance organique encore assez

---

(¹) Les polders marins de Hollande sont également presque sans humus. Voir Mayer, *1901*, t. II, 1^re^ partie, p. 80.

peu oxydée. Ils sont assez rares sur les dunes fixées; ils y sont limités aux points où se décomposent des organes souterrains de végétaux et des crottins de Lapins. Ils sont plus abondants dans les pannes, où le sable est imprégné d'humus, et tout à fait exceptionnels dans les polders : ici la matière organique, souvent assez abondante, est déjà trop décomposée pour encore servir d'aliment à des Champignons, et ceux-ci n'habitent guère que les pâturages, où ils utilisent les excréments des Chevaux et des Bœufs.

Il y a un groupe de Champignons qui jouent un rôle important au point de vue biologique. Ce sont ceux qui s'associent avec des organes souterrains de plantes supérieures et constituent ainsi des mycorhizes. On sait que beaucoup de Phanérogames et de Ptéridophytes ne croissent de façon normale que lorsque leurs racines hébergent de ces Champignons, et l'on sait aussi que ces végétaux habitent presque exclusivement les sols riches en humus.

Les mycorhizes se présentent sous deux formes : endotrophes, c'est-à-dire celles où le Champignon pénètre à l'intérieur des cellules corticales; ectotrophes, où le Champignon ne constitue qu'un revêtement superficiel de la racine.

On ne sait pas jusqu'ici quelles sont exactement les relations entre le sol, le Champignon et la racine (¹). La nécessité de l'humus pour des plantes à mycorhizes nous permet de comprendre leur distribution dans les districts géobotaniques qui nous occupent. Ainsi, parmi les arbres (²) qui sont le plus communément plantés, les *Pinus* (qu'on plante dans les dunes) ont toujours des mycorhizes, les *Populus* (dans les dunes et dans les polders) en ont le plus souvent, les *Ulmus* (dans les polders) jamais.

Beaucoup de plantes herbacées des pannes et des endroits assez humides du sable à Cardium possèdent également des mycorhizes, ainsi que l'indique la liste éthologique. Citons seulement : *Pyrola rotundifolia, Linum catharticum*, les Gentianacées, les Orchidacées,

---

(¹) Voir notamment : JANSE, *1896;* STAHL, *1900;* GALLAUD, *1905*.

(²) Tous les renseignements relatifs à la répartition des mycorhizes sont empruntés à STAHL, *1900*.

Calluna vulgaris, *Parnassia palustris*, *Cirsium acaule*. Sur les dunes mobiles, très pauvres en humus (voir tableau *K*), il n'y a guère que *Salix repens* et *Euphorbia Paralias* qui possèdent des mycorhizes.

Sur les dunes fixées, citons : *Asparagus officinalis*, *Convolvulus Soldanella*, *Epipactis latifolia*. Dans les polders, les plantes à mycorhizes sont rares : Orchidacées, *Eupatorium cannabinum*, *Valeriana officinalis*, etc.

F. — *Circulation de l'eau dans le sable et dans l'argile* (1).

A diverses reprises déjà, nous avons insisté sur l'importance de l'eau en géobotanique et sur la facilité plus ou moins grande avec laquelle les plantes absorbent l'eau du sol.

Lorsqu'une pluie abondante tombe sur le sol, l'eau se sépare en deux parties, dont l'une pénètre dans la terre et dont l'autre ruisselle à la surface. Le liquide qui s'est introduit dans la terre descend entre les particules jusqu'à ce qu'il rencontre une couche qui ne la laisse plus passer. Mais toute la masse d'eau qui s'est infiltrée dans la terre ne va pas atteindre la couche imperméable; une quantité variable est retenue pendant son trajet : la terre possède, en effet, une certaine capacité d'absorption pour l'eau. Le liquide qui s'est accumulé par dessus la couche imperméable coule maintenant vers les parties déclives, et si elle rencontre la surface du sol, elle va former une source. — Mais, d'autre part, après la pluie, l'eau qui imprégnait les couches superficielles s'évapore. Un nouveau courant se produit alors des portions encore humides de la terre vers celles qui se dessèchent; peu à peu de l'eau monte ainsi du fond vers la surface.

Examinons successivement ces divers phénomènes en nous limitant à ce qui intéresse les sols dans les districts considérés. On pourra trouver des renseignements complémentaires dans RAMANN, *1905*.

---

(1) Il y a beaucoup de données expérimentales au sujet de la circulation de l'eau dans le sable, dans le livre de M. Vuyck, *1898*.

a) Pénétration de l'eau dans le sol. — Dans les sables à gros grains, toute l'eau de pluie passe immédiatement dans le sol; même les averses les plus copieuses ne provoquent aucun ruissellement. Au contraire, sur les argiles compactes, presque rien ne pénètre. La différence tient à l'inégale finesse des particules constitutives, ainsi que chacun sait. Entre les gros grains de sable, il y a de larges espaces dans lesquels la circulation de l'eau est rapide, de telle sorte que l'eau ne rencontre aucun obstacle sérieux. Mais il n'en est pas de même pour l'argile : les très fines particules laissent entre elles des méats étroits dans lesquels la circulation est fortement ralentie; l'eau de la couche tout à fait superficielle, ne pouvant pas descendre assez rapidement, arrête donc toute pénétration ultérieure.

Il résulte de ceci que l'argile serait pratiquement imperméable si d'autres phénomènes n'intervenaient. Chacun a pu remarquer que les terres argileuses ont presque toujours une surface fendillée, ce qui tient à ce que l'argile gonfle quand elle est mouillée et se contracte en séchant. Les volumes relatifs de l'argile sèche et de l'argile mouillée sont environ comme 1 est à 1.3. Ces fentes, qui se prolongent plus ou moins loin vers le bas suivant le degré de dessiccation, sont l'une des voies par lesquelles l'eau s'introduit dans l'argile. Dans les sables, il n'y a pas de changements de volume sous l'action de l'humidité.

L'eau peut encore suivre un autre chemin pour passer dans l'argile. Chaque racine qui meurt dans la terre laisse une galerie communiquant plus ou moins indirectement avec l'atmosphère.

Enfin, l'argile qui sert de support à la végétation n'est pas en général aussi compacte que nous la supposions plus haut. Le plus souvent, elle est plus ou moins grumeleuse, surtout dans sa couche superficielle.

b) Pouvoir absorbant, pour l'eau. — L'eau qui a pénétré dans le sol est sollicitée vers le bas par la pesanteur. Mais en même temps, les attractions moléculaires tendent à la maintenir autour des particules de terre ; grâce à ces forces moléculaires, il se forme, à la surface de chaque grain, un enduit extrêmement mince de liquide. On comprend tout de suite que plus les grains sont petits, plus leur surface totale est considérable, et plus aussi ils pourront retenir de l'eau. Voici quelques nombres empruntés à Wollny par M. Ramann (*1905*, p. 246) qui montrent la relation entre le pouvoir d'absorption d'un sable et la grosseur des grains de quartz qui le constituent :

CAPACITÉ DES GRAINS.	CAPACITÉ EN % du volume de la terre.
1 à 2 millimètres.	3.66
$0^{\text{mm}}25$ à $0^{\text{mm}}50$	4.38
$0^{\text{mm}}11$ à $0^{\text{mm}}17$	6.03
$0^{\text{mm}}01$ à $0^{\text{mm}}07$	35.50

Ainsi donc, il a suffi de pulvériser le quartz pour décupler la capacité d'absorption de l'eau.

Dans les sols argileux et humeux, il y a quelque chose de plus que l'adhésion de l'eau à la surface des grains. Le liquide pénètre, en effet, à l'intérieur des particules d'argile et d'humus, ce qui augmente encore la capacité pour l'eau.

Le tableau *I* donne des renseignements relatifs au pouvoir absorbant pour l'eau. Le sable superficiel a un pouvoir absorbant plus grand que celui du sous-sol, ce qui tient à ce que la surface est plus riche en humus. D'autre part, le sable qui retient le plus d'eau est celui de la pâture de Knocke (C) ; l'absence d'humus est compensée dans cette terre par la finesse du sable et surtout par l'abondance de l'argile. D'une façon générale, les argiles ont un pouvoir de rétention plus grand ; dans la couche superficielle, il n'est jamais inférieur à 356 ‰, tandis que dans les sables, il descend à 306.

c) Ascension capillaire de l'eau dans le sol. — Supposons que le sol contienne toute l'eau qui peut adhérer à ces particules, et que la couche qui est en contact avec l'air se dessèche. Il se produit aussitôt un déplacement du liquide tendant à uniformiser de nouveau sa distribution dans toute la masse de terre.

Si la couche inférieure est complètement gorgée d'eau, c'est-à-dire si elle est au niveau de la nappe aquifère, le liquide va s'élever de là à travers le sol pour remplacer au fur et à mesure celui qui s'évapore.

Les forces qui déterminent l'ascension de l'eau sont les mêmes que celles qui faisaient adhérer une mince couche liquide à chaque fragment de quartz, d'argile ou d'humus. L'ascension capillaire est donc d'autant plus élevée que la terre est composée d'éléments plus fins. Seulement il faut, ici aussi, tenir compte d'un facteur que nous avons déjà rencontré quand il s'agissait de la pénétration de l'eau. C'est la vitesse avec laquelle le liquide se déplace. Dans une argile, le liquide devrait monter très haut, c'est vrai, seulement le frottement des molécules liquides dans les méats interparticulaires est tellement énorme que, pratiquement, l'ascension ne s'opère pas. Il y a donc, comme on le voit, opposition entre la hauteur de l'ascension et la vitesse avec laquelle elle s'opère.

Si nous avons affaire à des terrains de structure différente, mais qui sont tous mouillés au maximum, et qui sont à la même distance de la nappe aquifère, nous pourrons constater que pendant l'été, lorsque l'évaporation est considérable, les terres seront inégalement humides à la surface : les terrains très sableux seront secs, parce que la capillarité ne peut pas élever l'eau jusqu'en haut; les terres argileuses seront tout aussi sèches, parce que l'ascension est trop lente pour compenser l'évaporation; ce seront seulement les sols modérément argileux et humiques qui resteront assez humides pour permettre aux végétaux de croître normalement. Dans ces derniers sols, l'humidité est assez uniforme dans toute la masse, tandis que les sables et les argiles ont souvent une surface tout à fait sèche, qui sur l'argile ne tarde pas à se craqueler, alors même qu'à quelques centimètres de là, la terre est abondamment mouillée.

d) Évaporation de l'eau. — La perte d'eau par évaporation n'est pas la même pour tous les sols. Il y a conflit entre les forces moléculaires, qui retiennent l'eau entre les particules du sol, et la chaleur qui tend à transformer l'eau liquide en vapeur. Dans une expérience faite par M. RAMANN (*1905*, p. 261), 100 centimètres carrés de sable siliceux avaient évaporé 580 grammes d'eau, et la même surface d'argile, dans les mêmes conditions, en avait perdu seulement 532.

Le tableau suivant, emprunté à M. RAMANN (*1905*, p. 261), qui l'a dressé d'après des expériences de HABERLANDT, montre une différence du même ordre.

TABLEAU M.

Évaporation comparative du sol et de l'eau.

	TENEUR EN EAU (°/₀ de la quantité maximum).	RAPPORT entre la quantité évaporée et celle qui est évaporée par la même surface d'eau, dans les mêmes conditions.
Sable	10 °/₀	91.44 : 100
—	15 °/₀	113.03 : 100
—	25 °/₀	119.79 : 100
Terre arable	15 °/₀	90.4 : 100
—	25 °/₀	116.75 : 100
—	35 °/₀	133.13 : 100

Il est probable que de l'argile aurait eu un pouvoir évaporant encore moindre que la terre arable de ce tableau ; toutefois, la différence entre le sable et la terre plus ou moins argileuse est fort nette.

Ce tableau est encore intéressant à un autre point de vue. Il montre que la terre évapore plus d'eau qu'une même surface liquide, même lorsque la terre est loin de contenir toute l'eau qu'elle peut absorber.

Tout agrandissement de la surface entraîne une augmentation de l'évaporation : un sol à surface raboteuse, inégale, se dessèche donc plus qu'un sol analogue, mais à surface plane. Seulement ceci n'est vrai que si le sol est fort humide. Dès qu'il a perdu la majeure partie de son eau intersticielle, les portions de terre qui dépassent les autres et qui se sont desséchées les premières protègent l'eau sous-jacente, et l'évaporation est alors moindre que si le sol était plat.

Inutile d'insister sur l'importance de la couverture végétale du sol : dans les pannes et sur les digues où la végétation est dense et cache complètement la terre, l'évaporation est moindre que sur la terre nue. La protection du sol est naturellement la plus efficace lorsque des feuilles larges et planes sont couchées sur le sol. Rappelons ce qui a été dit plus haut au sujet de la façon dont beaucoup de végétaux des endroits fortement éclairés appliquent leurs feuilles sur le sol (voir p. 269, phot. 71, 72, 75, 177).

Dans les dunes, le vent intervient puissamment; il soulève la couche de sable sec et expose ainsi au soleil les portions sous-jacentes plus humides. Peut-être aussi pénètre-t-il à travers les interstices du sable et agit-il ainsi directement sur l'eau de la profondeur.

e) Degré d'humidité des divers sols. — Nous pouvons maintenant essayer de comprendre pourquoi il y a de si grandes différences dans l'humidité des divers sols sableux et argileux, alors que la quantité de pluie est sensiblement la même dans toute l'étendue des districts littoraux et alluviaux.

L'eau qui tombe sur le sable s'engage aussitôt dans le sol. A cause de la grosseur des grains, la filtration est très rapide et très étendue; j'entends par ceci que le pouvoir d'absorption du sable étant relativement faible, l'eau va se répartir sur une profondeur assez grande. Elle y sera donc soustraite en bonne partie à l'évaporation. Si les pluies sont rapprochées et copieuses, le sable va s'humecter de plus en plus, et bientôt il aura atteint le maximum de sa capacité pour l'eau ; à partir de ce moment, toute l'eau qui tombe encore va glisser vers le fond. Pendant l'été, lorsque l'évaporation l'emporte sur la chute de pluies, le sable superficiel se dessèche, et l'ascension capillaire ne pouvant pas amener le liquide assez haut, la dessiccation atteint des couches de plus en plus profondes.

En été, le degré d'humidité d'un sable dépend donc à la fois de son pouvoir d'absorption et de l'ascension capillaire, celle-ci devant être envisagée au double point de vue de la hauteur et de la vitesse.

Ces données permettent d'interpréter les renseignements donnés par les tableaux *H* et *I* au sujet du degré d'humidité des sables.

Pour la facilité de la comparaison, je transcris ici un extrait de ces tableaux pour les terrains C, D, E, F. Je ne tiens compte que de la couche superficielle du sable et non du sous-sol.

	C Knocke (Pâture).	D Westende (Pâture)	E Westende (Champ de Pommes de terre)	F Westende (Champ de Pois).
Humidité du sol	Sec.	Humide.	Humide.	Sec.
Profondeur de la nappe aquifère	0^m50	0^m50	0^m60	0^m90
Sable grossier, ne passant pas au tamis de $0^{mm}5$	15.8	1.6	3.0	3.4
Sable fin, ne passant pas au tamis de $0^{mm}2$	604.2	605.0	892.3	943.7
Sable poussiéreux, passant au tamis de $0^{mm}2$	128.2	100.4	39.5	35.5
Argile	57.5	5.2	5.1	3.5
Matière noire de Grandeau .	Traces.	82.0	17.0	Traces.
Pouvoir absorbant pour l'eau.	410	337	223	306

C est sec et E est humide, quoique le premier ne soit qu'à 0m50 de la nappe aquifère, et le second à 0m60, et quoique C ait un pouvoir absorbant de 410 et E un pouvoir de 223 seulement. Remarquons que le pouvoir absorbant n'a guère d'importance en été, puisque, en cette saison, les pluies sont insuffisantes pour compenser l'évaporation. L'eau qui imprègne la surface du sol provient donc en majeure partie des réserves constituées par la nappe aquifère. Or, le terrain C contient beaucoup de sable poussiéreux et d'argile; les interstices laissés dans la terre sont donc petits, et l'ascension capillaire est lente. Au contraire, le terrain E a des grains relativement gros, et comme il ne contient pas beaucoup d'humus, l'eau du sous-sol monte rapidement vers la surface. L'humidité du terrain D tient sans doute aussi à ce que l'ascension capillaire y est rapide. Quant au terrain F, il doit nécessairement être sec, puisque ses grains très gros ne permettent pas une ascension capillaire égale à 0m90.

Dans un sol argileux, l'eau de pluie ne pénètre que petit à petit, même lorsque la surface est fendillée et qu'elle présente les orifices de nombreux pertuis laissés par les racines mortes. La plus grande partie ruisselle donc sur le terrain. Celle qui est entrée reste toujours dans le voisinage de la surface ou des voies de pénétration; elle est donc exposée à une évaporation rapide. De plus, comme l'arrivée de l'eau provenant de la nappe aquifère est retardée par le frottement, tout concourt à maintenir la surface des sols argileux dans un état de sécheresse assez prononcée. Aussi voit-on par ce tableau *H*, qu'à part une seule exception, les terrains argileux sont considérés comme secs, et cela malgré le pouvoir absorbant considérable de ces terres.

f) Quantité d'eau disponible. — Ce serait une erreur de croire que le degré d'humidité d'un sol constitue une mesure de la quantité d'eau que cette terre peut fournir à la végétation. Une partie seulement de cette eau est disponible, et les plantes se flétrissent, c'est-à-dire cessent de pouvoir arracher de l'eau à la terre, alors même que celle-ci en contient encore une certaine quantité. On comprend d'ailleurs fort bien que lorsqu'un poil radical attire une molécule liquide, celle-ci est aussi sollicitée dans une autre direction par les éléments solides de la terre ; plus l'attraction de la terre pour l'eau est considérable, — c'est-à-dire plus le pouvoir absorbant est élevé, — plus les poils radicaux rencontreront de résistance, et plus grand sera le résidu de liquide que la plante sera incapable d'enlever à la terre.

Des expériences de SACHS, devenues classiques, montrent nettement cette relation. SACHS cultivait du Tabac comparativement dans une terre très riche en humus, dans de l'argile et dans du sable quartzeux grossier. Voici le résumé de ses expériences.

	QUANTITÉ maximum d'eau (en poids) pouvant être absorbée par le sol.	QUANTITÉ d'eau au moment où le Tabac se flétrit.	QUANTITÉ d'eau disponible.
Terre chargée d'humus.	46 °/₀	12.3	33.7
Argile	52.1	8	44.1
Sable	20.8	1.5	19.3

On voit donc que la quantité d'eau utilisable par la végétation varie beaucoup d'un terrain à l'autre, et que c'est le sol argileux qui l'emporte sous ce rapport.

Mais, d'autre part, une argile qui renferme encore 8 °/₀ d'eau n'est déjà plus capable d'en céder à une plante de Tabac, alors que cette plante reste turgescente dans du sable qui n'a plus que 2 °/₀ d'eau.

Ces expériences montrent que les qualificatifs « humide » et « sec » appliqués à la terre n'ont pas de signification absolue, puisque du sable relativement sec continue à fournir du liquide aux racines, tandis qu'une argile assez humide peut être rebelle à toute cession d'eau.

Il y a encore d'autres terrains qui, tout en contenant de grandes quantités d'eau, n'en mettent guère à la disposition des plantes : ce sont ceux qui sont imprégnés d'eau de mer. Ici la difficulté de l'absorption tient à ce que la pression osmotique du liquide est très forte. Comme c'est par osmose que s'effectue l'absorption, celle-ci ne pourra se poursuivre que si les poils radicaux des plantes habitant les alluvions marines ont une pression osmotique encore supérieure à celle du liquide environnant. Seulement l'on sait que la pression intracellulaire ne peut pas dépasser une certaine limite sous peine de mettre obstacle à l'activité protoplasmique. Les plantes des slikkes et des schorres ont un suc cellulaire dont la pression osmotique est certainement plus grande que celle de l'eau de mer, mais l'excédent est sans doute faible, et l'économie végétale a donc beaucoup de peine à puiser l'eau nécessaire.

g) Niveau de la nappe aquifère. — L'eau qui tombe sur le sol, lorsque celui-ci contient toute l'eau qu'il peut absorber, passe dans la profondeur et va alimenter la nappe aquifère. Les variations du niveau de l'eau souterraine nous renseigneraient donc sur l'état d'humidité du sol : si une pluie détermine une élévation du niveau, c'est que la terre est humectée au maximum ; au contraire, si le niveau baisse ou reste stationnaire, malgré les pluies, il faut conclure que la terre absorbe toute l'eau.

J'ai suivi, à Coxyde, les fluctuations du niveau de la mare (1) creusée dans les dunes qui font partie du Terrain expérimental du Jardin botanique de l'État, à Bruxelles. Il est certain que, d'une manière générale, les variations de niveau de la mare sont concomitantes de celles de la nappe aquifère, puisque la mare fait partie de celle-ci ; toutefois, la mare est soumise à certaines influences qui n'atteignent pas la nappe souterraine : elle reçoit de l'eau de pluie et subit l'évaporation.

---

(1) Cette mare est figurée dans la photographie 53. Son eau a été analysée. (Voir les analyses B et F du tableau *L*.)

Malgré ces légères causes d'incertitude, les résultats de l'observation sont fort intéressants. Le diagramme 5, K (hors texte), représente, par le trait noir, les fluctuations du niveau de la mare, exprimé en centimètres; par le trait bleu, les quantités de pluie, en millimètres.

Les périodes pendant lesquelles la courbe descend correspondent à celles où le sable n'est pas complètement mouillé; les ascensions de la courbe indiquent, au contraire, que le sable renferme toute l'eau qu'il peut retenir.

Le diagramme va depuis avril 1904 jusqu'en septembre 1905 : le sol a été assez sec pendant les mois de printemps et d'été de 1904, puis il est resté humide, avec des interruptions, jusqu'en juin 1905, pour se dessécher de nouveau pendant l'été 1905.

L'allure générale de la courbe est naturellement en rapport avec les quantités de pluie et l'intensité de l'évaporation, propres à chaque saison. En été, l'évaporation est tellement forte que même des pluies abondantes n'influencent pas la nappe aquifère, tandis qu'en hiver, l'évaporation est très réduite et le sable reste complètement mouillé dans toute son épaisseur. Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que le niveau des mares de la dune, et aussi celui des eaux des polders, monte pendant l'hiver. Même, il y a beaucoup de fonds de dunes qui sont secs en été et où de l'eau vient affleurer en hiver. Il se forme ainsi, notamment à Oostduinkerke, Coxyde et La Panne, de vastes mares qui tarissent pendant la saison chaude (voir phot. 47, 48, 49).

Sur les grandes fluctuations de la courbe s'en greffent d'autres plus petites, qui correspondent aux averses. On voit très nettement, par exemple, que la descente du niveau qui se poursuit depuis mars 1904 jusque novembre 1904 subit de temps en temps des ralentissements et même de petites interruptions, et que chacune de ces irrégularités de la courbe suit de fortes pluies.

Il y a dans le niveau de la nappe souterraine des fluctuations annuelles singulières. Le maximum de l'hiver 1903-1904 a été sensiblement plus élevé que celui de l'hiver 1904-1905 (voir le graphique); en hiver 1905-1906, l'eau a atteint 85 centimètres. De même, le minimum de l'été 1906 a été de 12 centimètres plus bas que celui de l'été 1905; à la fin de septembre de 1907, le niveau de la mare expérimentale n'était qu'à 13 centimètres, c'est-à-dire 35 centimètres plus bas que le 5 août 1905. Des anomalies du même genre se sont produites de 1891-1901. Je ne possédais pas alors de mesures précises, mais l'observation répétée de mares situées dans les dunes de Coxyde me permet d'indiquer d'une manière générale la marche du phénomène. En 1892-1893, les eaux étaient très hautes, et de larges mares s'étalaient dans les dunes (phot. 47); elles persistèrent jusqu'en juin. Pendant les années suivantes, le même état de forte humidité se maintint. Puis, à partir de 1896, les eaux baissèrent peu à peu; les inondations de l'hiver étaient moins étendues, et les mares permanentes diminuaient de profondeur. En 1900-1901, aucune mare ne se forma en hiver, et pendant l'été 1901, des flaques telles que la Mare aux Canards (phot. 53) et la Mare des Kelders (phot. 54) se desséchèrent presque complètement. (D'après la comparaison avec ce qui s'est passé en été 1907, les eaux devaient être encore plus basses en 1901 qu'en 1907.) Après cette période de descente, le niveau remonte de nouveau jusqu'en 1904.

L'abaissement du niveau de la nappe aquifère pendant certaines périodes n'est pas localisé à Coxyde. Le même phénomène se remarque sur tout le littoral, tant dans les polders que dans les dunes. La période de sécheresse qui a suivi 1891 a été également ressentie en Hollande, et M. Vuyck (*1898*) jette le cri d'alarme devant la dessiccation progressive des dunes de son pays.

Le cri d'alarme! Oui vraiment, car l'abaissement du niveau des eaux a les conséquences les plus désastreuses pour le maintien des dunes. Dès que le sable se dessèche, beaucoup de plantes souffrent de soif et meurent, non pas celles qui sont adaptées à vivre dans les hautes dunes, mais parmi les espèces qui habitent les pannes sèches. Puis, le sable n'étant plus protégé et maintenu par la végétation, est emporté par le vent, et de larges fosses se creusent. Sur les dunes proprement dites, l'effet de la dessiccation n'est pas moins néfaste : les grains de sable, lorsqu'ils ne sont plus collés ensemble par l'eau, deviennent beaucoup plus mobiles et sont aisément balayés.

La localisation des espèces végétales est également influencée par les variations du niveau. Sur les dunes, les plantes sont indépendantes de la nappe aquifère ; celle-ci est trop éloignée pour pouvoir jamais leur fournir de l'eau et elles ne peuvent compter que sur l'eau tombant directement du ciel. Mais il n'en est pas de même des végétaux habitant les pannes dont la surface est à faible distance de la nappe aquifère. Pour peu que le sol soit imprégné d'une quantité modérée d'humus, ce qui est presque toujours le cas, l'eau souterraine monte par capillarité jusqu'au voisinage des racines, et les végétaux ne souffrent donc pas de soif. Mais que, pendant l'été, le niveau baisse de façon anormale, et voilà toutes les plantes assoiffées. Aussitôt, elles languissent, et elles ne réussissent plus à se développer de façon normale; pendant les années sèches, *Epipactis palustris*, *Herminium Monorchis*, *Pyrola rotundifolia*, *Parnassia palustris*, ne produisent pas de fleurs et restent chétifs, cependant que *Erythraea Centaurium*, *Lotus corniculatus*, *Ononis repens*, etc., qui colonisent habituellement une zone un peu plus élevée, descendent parmi les plantes citées en premier lieu. Dans les fonds les plus bas de la panne, où l'eau des inondations hivernales persiste d'ordinaire jusqu'en juin, *Ophioglossum vulgare*, *Anagallis tenella*, *Samolus Valerandi*, etc., disparaissent à leur tour, ou demeurent stériles, et sont remplacés par des plantes telles que *Gentiana Amarella*, *Erythraea linariifolia*, *Sagina nodosa*, qui sont les commensales des *Epipactis palustris*, *Pyrola rotundifolia*, etc., pendant les années modérément humides. — Les années suivantes, lorsque les eaux souterraines se rapprochent de la surface, toutes les espèces montent de nouveau le long des pentes et vont habiter un étage plus élevé.

Un mot sur la cause de ces dessiccations périodiques des dunes. On songe tout d'abord à incriminer les pluies. Or il suffit de consulter le tableau *G* pour constater qu'il n'y a pas eu de diminution progressive de la quantité de pluies entre 1891 et 1901. Ni dans la quantité annuelle des pluies, ni dans celle des pluies tombées en automne et en hiver (les seules qui atteignent la nappe aquifère), il n'y a eu de déficit pendant les années 1891 à 1901. D'un autre côté, un desséchement assez étendu pour intéresser à la fois le littoral de la Belgique et celui des Pays-Bas ne peut pas être mis sur le compte d'un drainage plus actif. Il ne reste donc qu'à accuser l'évaporation. Le tableau *G* montre que l'état hygrométrique de l'air n'a pas subi, pendant cette période décennale, de modifications qui puissent expliquer le desséchement des dunes. Et pourtant, il ne reste pas d'autre alternative que d'admettre une augmentation de l'évaporation.

Rappelons ici ce qui a été dit page 212 : que nous ne possédons pas d'observations sur l'intensité de l'évaporation. M. Vuyck (*1898*), qui a étudié le desséchement des dunes en Hollande, n'arrive pas plus que moi à une explication satisfaisante du phénomène.

§ 3. — **Les animaux**.

On se convainc de plus en plus que l'adaptation d'une plante à la vie dans une contrée déterminée comprend autre chose que la mise en harmonie de son organisme avec les conditions de climat et de sol, et que les autres êtres vivants interviennent également, et d'une façon parfois très puissante. Ne sait-on pas, par exemple, que dans les îles de la Polynésie il n'y a pas de plantes piquantes, parce qu'il n'y a pas de Mammifères herbivores, et que le Sahara, où manquent les Oiseaux frugivores, est privé de plantes à fruits charnus? Dans les districts qui nous occupent, l'influence réciproque du monde animal et du monde végétal est moins frappante, sans doute; pourtant, l'examen de leur flore montre qu'ici également il y a une relation indiscutable entre la distribution des espèces végétales et la présence de certains animaux.

A. — *Mammifères herbivores.*

Le Lapin est le seul herbivore sauvage qui ait de l'importance dans les districts littoraux et alluviaux; encore n'existe-t-il que dans les dunes littorales et dans le sable à Cardium. Ici, par contre, il est très abondant et constitue un véritable fléau. Sur les monticules de sable, les plantes sont presque toutes, sans exception, défendues contre lui. Les unes ont des piquants de nature diverse (*Eryngium*, *Hippophaës*), ou une surface dure et peu appétissante (*Ammophila*, *Carex arenaria*); d'autres possèdent un goût désagréable dû à la présence de substances amères (*Salix repens*), très âcres (*Sedum acre*, *Euphorbia Paralias*), ou bien à la présence de corps plus ou moins voisins des camphres ou des phénols (*Thymus Serpyllum*); ailleurs, il y a des matières toxiques, telles que les glycosides (*Saponaria officinalis*, *Solanum Dulcamara*) ou des alcaloïdes (*Cytisus scoparius*). Bref, les plantes qui habitent les dunes sont tellement bien protégées contre les Lapins, que ceux-ci ne cherchent même plus à les attaquer et qu'ils s'en vont vers les pannes, ou plutôt encore vers les cultures.

C'est seulement dans les endroits où les dunes sont entourées d'un treillis en fils métalliques, et où les Lapins sont donc retenus prisonniers, que la composition de la flore change : la plupart des espèces disparaissent malgré leurs adaptations défensives, et il ne reste finalement que celles dont les moyens de protection sont les plus efficaces; parmi ces espèces qui résistent seules, alors que toutes les autres disparaissent sous la dent des Rongeurs affamés, il faut citer en toute première ligne *Carex arenaria*. Chaque fois que les garennes sont nombreuses et que les Lapins n'ont pas la liberté d'aller se nourrir dans des pannes ou dans des champs cultivés, on peut être sûr que *Carex arenaria* survivra seul, avec quelques Mousses et lichens. Il en est ainsi notamment en plusieurs points de la bordure des dunes, près des polders (phot. 56), et sur les dunes internes de Ghyvelde et d'Adinkerke (phot. 178, 179). Sur les dunes de sable à Cardium, à Westende (phot. 163), des *Calluna vulgaris*, rongés jusque contre terre, réussissent néanmoins à se maintenir. Dans les dunes internes et sur le sable à Cardium, il y a de grandes étendues où les chasseurs élèvent des Lapins de garenne pour le plaisir de les fusiller. Afin que les Rongeurs ne commettent pas de déprédations dans les champs voisins, les réserves sont entourées d'un treillage métallique. Les Lapins y ont si bien opéré la sélection des plantes au point de vue de la défense contre les herbivores, qu'ils n'y ont laissé survivre que les quelques espèces non comestibles; aussi les chasseurs en sont-ils réduits à nourrir leur gibier, surtout en hiver. Ils cultivent des Peupliers (*Populus monilifera*) et des Saules (*Salix alba*) dont les branches sont apportées aux Lapins pour que ceux-ci en mangent l'écorce (phot. 178).

Dans les pannes, où le tapis végétal est beaucoup plus serré que dans les dunes, les ravages des Lapins sont moins apparents, mais tout aussi réels. La flore des pannes est moins spécialisée que celle des dunes proprement dites : elle ne contient guère d'espèces propres ni même de variétés particulières. On ne doit donc pas s'attendre à rencontrer dans les pannes autant d'adaptations défensives que sur les dunes, puisque les plantes des pannes ne sont, en somme, que des espèces qui sont immigrées d'ailleurs et qui ne sont pas modifiées. Ces végétaux sont moins bien protégés contre la dent des herbivores que ceux qui colonisent les monticules de sable; aussi les Lapins délaissent-ils les environs immédiats de leurs terriers pour aller brouter dans les fonds des plantes plus tendres. Il suffit de regarder avec quelque attention les végétaux de la panne pour s'assurer qu'aucun n'a échappé aux offenses des herbivores : les tiges ont été coupées, les feuilles sont arrachées. Le dommage causé aux organes aériens est le plus facile à constater chez certaines Graminées : des espèces qui atteignent d'habitude une grande taille, telles que *Arrhenatherum elatius, Festuca elatior*, *Calamagrostis Epigeios*, restent tout à fait rabougries dans les pannes et ne réussissent presque jamais à fleurir, à moins qu'elles ne trouvent un asile dans un fourré dense de *Hippophaës*, dont les épines arrêtent les herbivores les plus voraces. Une expérience qui prouve bien que ce sont les Lapins qui empêchent les Graminées de croître normalement est celle-ci : dès qu'on écarte les herbivores par un grillage métallique, les *Calamagrostis* et les autres espèces reprennent leurs dimensions normales (phot. 46).

Les galeries des Lapins ne sont jamais creusées dans les pannes mêmes, mais dans les petites buttes de sable posées sur le sol des pannes, où le terrain est moins dur (phot. 45). Elles abondent aussi sur les dunes fixées, au voisinage des cultures. Chaque entrée de terrier est un point faible, où le sable est à nu et où le vent a prise sur lui; c'est presque toujours par là que commence le démantèlement des dunes. A ce point de vue encore, les Lapins sont des ennemis dangereux pour les dunes.

Dans beaucoup de villages littoraux, le bétail des petits cultivateurs est conduit dans les pannes pendant l'été. Ces troupeaux, qui sont peu nombreux et comprennent tout au plus une douzaine de Vaches et quelques Mulets, n'ont guère d'importance pour la géographie botanique; ils ne modifient que la végétation des mares, dans lesquelles les bêtes vont boire. Nous reviendrons plus loin sur ce fait.

Dans les polders, surtout dans ceux qui bordent le littoral et le Bas-Escaut, l'élève du bétail est une branche importante de l'agriculture (phot. 124 à 126, 137, 138, 140, 141, 156, 157, 160). Aussi les habitants font-ils tous leurs efforts pour éliminer des pâturages toutes les plantes dédaignées par le bétail, et pour laisser le champ libre aux meilleures espèces fourragères. Toutefois la sélection, opérée par les bestiaux, en sens inverse de celle de l'Homme, détermine la pullulation de toute une série de plantes non comestibles, dont les bestiaux s'écartent soigneusement. Citons en particulier : *Ranonculus acris*, dont les fleurs donnent une teinte jaune continue à toutes les pâtures des polders littoraux, en mai-juin, et quelques Graminacées, qui sont consommées aussi longtemps qu'elles sont en feuilles, mais qui sont évitées dès que se montrent les fleurs (*Cynosurus cristatus*, *Hordeum secalinum*, *Dactylis glomerata*); les inflorescences portent des bractées, de nature diverse, garnies d'arêtes ou de pointes piquantes (phot. 40).

Dans les prairies où l'on fauche l'herbe (phot. 159, 161), la contre-sélection par les bestiaux ne s'effectue pas et les espèces non fourragères n'arrivent pas à supplanter les autres. Il y a d'ailleurs des plantes, telles que *Ranunculus acris*, qui sont toxiques à l'état frais, mais qui donnent du foin de bonne qualité.

Sur les alluvions marines, les plantes ne sont guère attaquées : les quelques Vaches et Mulets qui paissent à Nieuport, et les troupeaux de Moutons qui vont sur les prés salés du Zwyn et des rives de l'Escaut ne constituent pas un facteur bien important pour la géobotanique. Il semble que les végétaux des alluvions marines sont avidement recherchés par les Lapins, car ceux-ci quittent volontiers les dunes pour se répandre sur les schorres.

Quant aux alluvions fluviales, leur végétation est défendue contre les herbivores par la station elle-même : les animaux ne se risquent pas sur une vase qui est trop peu consistante pour les porter. Certaines des plantes de ce district donnent un fourrage très apprécié, notamment *Glyceria aquatica* et *Phalaris arundinacea* à l'état jeune.

B. — *Oiseaux frugivores.*

Beaucoup d'Oiseaux exécutent en été des migrations journalières qui les ramènent chaque soir des polders vers certains points des dunes.

Les Étourneaux (*Sturnus vulgaris*), qui vivent pendant la journée dans les pâturages des polders, vont régulièrement passer la nuit dans les petits taillis d'Aunes qui occupent quelques pannes. Un peu avant le crépuscule, d'immenses bandes de ces Oiseaux (et de quelques autres espèces plus petites) vont s'abattre dans les bosquets, où leurs piailleries font un vacarme assourdissant jusque fort avant dans la soirée. Les Oiseaux apportent dans leur tube digestif de nombreuses graines de plantes dont ils ont mangé les fruits charnus : *Solanum Dulcamara*, *Bryonia dioica*, *Sambucus nigra*, *Ligustrum vulgare*, etc. Aussi les aunaies fréquentées par les Étourneaux renferment-elles de véritables pépinières de plantes à baies et à drupes.

Parmi les espèces citées, *Sambucus nigra* et *Bryonia dioica* sont les plus remarquables, car elles ne réussissent presque jamais à devenir assez vigoureuses dans les dunes pour fleurir et fructifier; les individus de ce district ont donc pour la plupart une origine étrangère; ce sont des immigrants qui ne font pas souche.

Il y a encore une autre station qui est ensemencée, au moins en grande partie par les Oiseaux : ce sont les creux des Saules têtards (*Salix alba*). On y rencontre une flore relativement riche, composée tant de plantes anémochores que de plantes à fruits charnus. Un de mes élèves, M. Victor Gallemaerts, a réuni beaucoup d'observations sur cette flore. Je n'y insiste donc pas ici.

La flore terrestre des dunes et des polders contient un nombre relativement grand de plantes à fruits comestibles. Il y a d'ailleurs partout beaucoup d'Oiseaux frugivores, parmi lesquels on peut citer l'Alouette huppée (*Galerida cristata*), abondante dans les dunes, où elle niche, la Perdrix (*Perdix cinerea*) et le Faisan (*Phasianus colchicus*) qui a été introduit dans les dunes et qui est très friand des fruits de *Hippophaës*.

Dans les polders, le Pinson (*Fringilla cœlebs*) et le Moineau (*Passer domesticus*) sont fort communs.

La flore aquatique, pas plus dans les étangs, fossés et mares des dunes ou des polders que sur les alluvions fluviales, ne renferme guère d'espèces à fruits charnus.

Celle des alluvions marines ne contient pas une seule plante à fruit succulent.

C. — *Insectes pollinateurs.*

Il y a nécessairement une corrélation entre la présence de certains animaux fécondateurs et les adaptations des fleurs. Ainsi, il n'y a pas en Europe une seule espèce adaptée à la pollination par les Oiseaux, alors que ces plantes sont si répandues dans les régions où vivent les Colibris, les Nectariniens, etc.

A ce point de vue, les districts étudiés peuvent être classés en deux groupes :

1° Les dunes et les alluvions littorales;

2° Les polders argileux et sableux, et les alluvions fluviales.

Dans les dunes, les Hyménoptères qui butinent les fleurs (Abeilles et Bourdons, dans un sens général) sont remarquablement rares : il n'y a pas de ruches, et les Bourdons n'y nichent guère. En outre, les dunes sont souvent assez larges pour que les Abeilles et les Bourdons des polders ne les traversent pas.

Par contre, les Lépidoptères et les Diptères sont abondants.

Pendant les mois de juillet, d'août et de septembre, une multitude de *Vanessa*, *Satyrus*, *Lycaena*, *Zygaena*, et d'autres Papillons diurnes, visitent les fleurs de *Eryngium maritimum, Jasione montana*, *Mentha aquatica*, etc. Dès que le soleil est couché, apparaissent les *Plusia gamma*, qui s'élancent vers les *Silene nutans*, *Melandryam album*, etc.

Parmi les Diptères, les Syrphides sont très fréquents, surtout les *Eristalis*, *Helophilus* et *Syrphus;* en concordance avec le grand nombre de Diptères, il y a aussi de nombreuses fleurs qui sont adaptées à recevoir leurs visites : *Parnassia*, *Epipactis*, *Euphorbia*, *Erodium*, *Ligustrum*, *etc.*

Sur les alluvions marines, l'absence d'Abeilles et de Bourdons est encore plus manifeste que dans les dunes. La plupart des espèces qui les habitent sont adaptées à la pollination par le vent : Graminacées, Joncaginacées, Salsolacées, Plantaginacées. Il n'y a guère que les Plombaginacées, les *Sperguleria* et *Aster Tripolium* qui soient entomophiles; ils reçoivent les visites de Diptères, surtout de Syrphides.

Dans les polders, les Hyménoptères sont nombreux et les fleurs qui leur sont adaptées sont aussi proportionnellement plus abondantes que dans les dunes. Il en est de même sur les alluvions fluviales : celles-ci sont assez étroites pour que les Abeilles et les Bourdons les fréquentent sans peine pour aller visiter les fleurs.

D. — *Parasites.*

Il y a naturellement dans chaque association des animaux parasites qui sont spéciaux aux plantes de cette station. Mais il y a aussi quelques localisations qui méritent de nous arrêter un instant.

Les Ormes (*Ulmus campestris*) sont sujets aux attaques de plusieurs Pucerons appartenant aux genres *Tetraneura* et *Schizoneura*. Il est curieux de constater que les Ormes des polders littoraux, où ils sont pourtant plantés très souvent le long des routes, ne sont jamais atteints; tout au moins n'en ai-je jamais rencontré qui possédaient les galles caractéristiques de ces parasites. Dans les polders fluviaux, l'attaque est fréquente. D'ailleurs, les Aphides en général sont rares sur le littoral, aussi bien dans les dunes que dans les polders, et je ne connais guère que le Puceron de *Phrag-*

mites et les *Pemphigus* de *Populus italica* qui soient fréquents. Je serais tenté d'attribuer la rareté des Aphides à la vitesse plus grande des vents qui entraînent les individus ailés au delà de la plante nourricière.

Très fréquentes, dans les dunes, sont les déformations dues à des Phytoptides : *Mentha aquatica*, *Lysimachia vulgaris*, *Jasione montana*, etc. Quoique les deux premières espèces soient encore plus fréquentes dans les polders que dans les dunes, je n'y ai jamais constaté la présence des parasites.

Pour le *Cecidomyia* qui provoque l'enroulement des feuilles de *Polygonum amphibium*, c'est le contraire qui se présente : la plante est attaquée dans les polders, non dans les dunes. Comme l'Insecte vit à la face inférieure des feuilles, celles qui flottent sur l'eau restent naturellement indemnes.

Il est intéressant de remarquer que les plantes des alluvions marines n'ont presque jamais à souffrir de parasites animaux. Je n'ai vu qu'une seule fois des plantes du schorre attaquées : en septembre 1907, les feuilles d'*Aster Tripolium*, à Nieuport, étaient fortement minées par une larve que je n'ai pas pu déterminer.

§ 4. — **Les plantes.**

A. — *La lutte pour l'existence.*

De tous les facteurs qui interviennent dans la localisation d'une espèce, et qui l'empêchent de s'étendre au delà de certaines limites et de coloniser de nouveaux territoires, l'un des plus importants est sans aucun doute la compétition qui s'établit inévitablement entre les divers occupants d'un sol.

Une guerre implacable, quoique sourde et peu apparente, sévit entre tous les individus d'une espèce et entre toutes les diverses espèces qui se touchent et s'enchevêtrent sur un même terrain. Songeons un instant à la multitude de graines de *Salicornia* ou de *Salsola* qui sont amenées par les courants et les marées sur 1 mètre carré de la surface d'un schorre. On les voit lever par milliers au printemps, et les plantules sont serrées les unes contre les autres; mais la plupart meurent à peine nées, parce qu'elles ont eu la malchance de germer sous une feuille d'*Aster Trifolium*, ou au milieu d'une touffe trop serrée d'*Atropis maritima*, ou au fond d'un trou obscur laissé par la mort d'un rhizome de *Plantago maritima*... En d'autres endroits, les délicates petites plantes sont tellement pressées qu'elles s'écrasent les unes les autres, et que seules les plus rapides réussissent à s'élever au-dessus de leurs rivales.

Dans les dunes, même spectacle. Partout où le vent a creusé le sable et a découvert un espace encore vierge, on voit pousser en automne une foule innombrable de petites plantes hivernales : *Phleum arenarium*, *Cerastium semidecandrum*, *Silene conica*, *Draba verna*, *Myosotis hispida*, etc. L'espèce qui compte le plus d'individus en automne est d'habitude celle qui était très répandue dans les environs immédiats et dont les graines ont donc été amenées en plus grand nombre. Mais revenez à la même place au printemps, et presque toujours vous constatez que c'est une autre plante qui domine : une espèce qui était peu abondante en automne, et qui ne paraissait pas plus vigoureuse que les autres, a néanmoins réussi à supplanter ses concurrentes. Pourquoi? Est-ce parce que les conditions du terrain étaient défavorables aux autres? Nullement, car il suffit d'examiner un creux voisin, où le sable et l'exposition sont les mêmes qu'ici, pour voir que l'une ou l'autre des espèces qui ont succombé se développe très bien là-bas, pour peu que la rivale y fasse défaut. Ce n'est donc pas le sol ou le climat qui a éliminé ici certains végétaux, c'est la présence d'un concurrent mieux armé. Mais une nouvelle question se pose : que signifie « mieux armée » ? Dans la majorité des cas, nous n'en savons rien. Nous n'avons aucune notion précise sur la raison pour laquelle, dans certains cas, c'est *Silene conica* qui triomphe, et ailleurs, *Phleum arenarium*. Ce sont sans doute de minimes différences dans la composition chimique du sol, dans son humidité, dans l'exposition à la lumière ou au vent... différences infinitésimales, que nous sommes incapables d'évaluer ou même d'apercevoir, mais qui sont néanmoins décisives pour faire pencher la balance en faveur de l'un ou de l'autre des combattants. Disonsnous bien que la moindre faiblesse de la part d'un concurrent est immédiatement mise à profit par l'autre, que si l'un d'entre eux parvient, par exemple, à enfoncer ses racines vers l'endroit où se trouve la meilleure nourriture, il empêche ses rivaux d'utiliser celle-ci et il les affame définitivement; il deviendra donc le plus fort, et il l'emportera dans la lutte. C'est là, en effet, la caractéristique de la concurrence vitale : tout avantage une fois acquis est définitif et décisif, et permettra à son possesseur de frapper de nouveaux coups et de remporter de nouvelles victoires.

1. Succession des espèces sur un même terrain. — Presque toujours, les détails du combat nous échappent et nous ne constatons que ses résultats. Tout au plus pouvons-nous après coup essayer de nous rendre compte des moyens qui ont été mis en œuvre par les vainqueurs. Voici un cas dont l'interprétation est assez facile.

Sur les surfaces vierges que le vent découvre dans les dunes en grande partie fixées, il n'y a aucune végétation pendant le premier été : c'est pendant l'hiver que le creusement a été opéré, et à cette époque les graines étaient déjà disséminées. Mais pendant l'été les graines arrivent : elles appartiennent aux petites plantes annuelles hivernales. Au deuxième printemps, il y a donc une foule de plantes en fleurs, qui donnent une abondance de graines. Pourtant au troisième printemps, c'est à peine si l'on retrouve encore quelques échantillons fleuris de ces espèces : des graines d'*Erodium cicutarium* ont été amenées par le vent et ont germé; leurs feuilles s'étalent sur le sol et le couvrent, cependant que leurs racines se hâtent de pénétrer dans le sol et de l'exploiter dans tous les sens. Lorsque les graines laissées par les espèces annuelles germeront, les petites plantes seront étouffées sous les feuilles d'*Erodium* et leurs racines trouveront le sable déjà occupé en totalité. Pendant le troisième printemps et le troisième été, il n'y a donc guère que des individus fleuris de la Géraniacée. Mais le vent avait encore apporté d'autres semences, notamment des Graminacées, telles que *Festuca rubra*. Les plantules n'ont guère grandi la deuxième année, elles n'ont formé qu'une demi-douzaine de feuilles aciculaires qu'on apercevait à peine au milieu de plantes à croissance plus rapide; mais de longues racines ont pénétré dans le sable, et un rhizome a commencé à courir à quelques centimètres sous la surface; de place en place, il produit de nouvelles racines, et dès la troisième année, il pousse vers le haut des touffes de feuilles plus longues et plus nombreuses que celles du début. Au bout de deux étés, les jeunes individus de *Festuca*, qui paraissaient d'abord si chétifs et si mal taillés pour la lutte, ont envahi le sable dans toutes les directions et l'ont rendu à peu près inaccessible à toutes les autres espèces, même aux *Erodium :* ceux-ci germent encore, mais ils restent maladifs; puis ils jaunissent et meurent sans avoir fleuri. La paix ne règne pas encore sur le lopin de sable. Le vent, infatigable disséminateur de végétaux, transporte sans cesse des Mousses, entre autres *Tortula ruraliformis*. Aussi longtemps que le sable était mal fixé et que chaque tempête modelait à nouveau sa surface, les Mousses n'avaient aucune chance de s'y établir. Mais à présent que les racines et les rhizomes de *Festuca* retiennent les grains de sable, et que ses feuilles brisent le vent, le terrain est devenu assez stable et les Mousses peuvent s'y implanter. Petit à petit elles s'étendent, et à mesure qu'elles couvrent le sol, on voit les *Festuca* languir et disparaître. La Mousse sécrète-t-elle un poison qui se répand dans le sol et va influencer les racines de la Graminacée, ainsi qu'on pourrait le supposer, d'après les idées de M. Whitney et de ses collaborateurs, ou bien agit-elle simplement en empêchant la pénétration facile de l'air et de l'humidité? J'ignore la cause, mais les effets sont patents : l'envahissement de la dune par *Tortula ruraliformis* provoque le dépérissement des *Festuca*. La Mousse ne jouit pas longtemps de sa victoire. Avant même qu'elle aît réussi à vaincre les derniers *Festuca*, d'autres plantes sont arrivées : *Corynephorus canescens*, *Galium verum*, *Viola canina*, *Jasione montana*, *Hieracium umbellatum*, etc. Plusieurs de ces espèces, notamment les trois dernières, ont des feuilles grandes et larges ou bien des feuilles étalées sur le sol (phot. 75 et 81); dans l'un et dans l'autre cas, les Mousses sont mises à l'ombre et meurent. Toutefois, ce n'est pas de cette façon que finit d'habitude la domination des Mousses. Leur croissance serrée à la surface du sol a imprimé à celle-ci une modification qui prépare fatalement leur défaite. Grâce à la fixation complète du sol, et sans doute aussi grâce aux petites quantités d'humus que les Mousses y abandonnent, les minuscules graines de *Salix repens* ont pu s'accrocher par leur aigrette et germer dans des conditions favorables. Lentement, très lentement, la jeune plante de Saule produit ses éventails de branches, qui s'étalent de plus en plus et tuent progressivement toutes les Mousses qu'elles recouvrent. Telle est la dernière phase de la lutte que se livrent les végétaux pour la possession de quelques mètres carrés de sable; à partir du moment où *Salix repens* s'est installé en maître sur le terrain, il ne se laisse plus disputer la place par personne; des *Hippophaës* pourront croître dans les endroits ou les *Salix* ne sont pas assez serrés, des plantes annuelles et surtout bisannuelles, telles que *Senecio Jacobaea*, profiteront des parcelles qui restent libres, et où elles sont abritées contre les intempéries : jamais ces plantes n'attaqueront avec succès les grosses touffes de *Salix repens*.

La succession des phases telles que je viens de les décrire est celle qui se présente dans les dunes dépendant du Terrain expérimental du Jardin botanique, à Coxyde, où les Lapins n'existent qu'en nombre fort réduit. Ailleurs, ces Rongeurs agissent puissamment au profit de certaines espèces et au détriment d'autres; en outre, leurs galeries provoquent de fréquents éboulements et exposent les dunes à la destruction par le vent. Toute intervention de leur part trouble donc profondément la concurrence entre les espèces végétales. Nous avons déjà vu plus haut (p. 345) que dans les endroits où les Lapins abondent, le terrain est en fin de compte voué exclusivement à *Carex arenaria*.

Voici maintenant un autre exemple, où les stades successifs sont moins nombreux mais tout aussi intéressants.

Il arrive assez souvent sur le schorre de l'estuaire de l'Yser, à Nieuport, qu'on enlève la couche superficielle de terre avec la végétation qui la revêt. Les « gazons » ainsi obtenus servent à renforcer des digues. Aux endroits où ils ont été pris, il y a donc une large surface plane, ayant souvent une étendue d'un ou deux ares et qui est absolument privée de toute végétation. Dès l'année qui suit la dénudation (lorsque celle-ci a été opérée en été), une abondante végétation envahit le terrain vierge ; elle est composée surtout de *Suaeda* et de *Salicornia*. Quand on cherche attentivement, on trouve aussi des plantules d'*Atropis maritima*, de *Plantago maritima*, d'*Armeria*, de *Glaux*, etc. Déjà la deuxième année, les Salsolacées annuelles sont en décadence, tandis que les *Atropis* et les *Armeria*, qui conservent leurs feuilles pendant l'hiver et qui peuvent ainsi profiter de tous les beaux jours pour se développer et s'installer davantage, prennent une suprématie marquée. La deuxième année, les *Armeria* sont adultes et fleurissent. Pendant les années qui suivent, ils sont le plus souvent obligés de céder un peu de terrain aux *Atropis*, qui ne réussissent pourtant jamais à les supplanter complètement.

2. Localisation des espèces dans des stations strictement définies. — Il y a encore d'autres circonstances où le *struggle for life* entre les espèces végétales est tout à fait manifeste.

Ce sont celles où l'on voit qu'une espèce, ni très exigeante ni très délicate pourtant, est étroitement confinée à une station dont elle ne peut nulle part dépasser les limites. Et pourtant quels obstacles rencontrerait-elle en dehors de son habitat ? Aucun, si ce n'est que d'autres végétaux sont déjà propriétaires du terrain et disputent âprement la place à l'immigrante. Citons des exemples.

Il y a quelques plantes qui ne se rencontrent que sur la plage au pied des dunes, ou sur la pente des dunes tournée vers la mer (phot. 6 à 9). Au premier abord, on s'imagine qu'elles ont besoin du sel marin que les vagues en déferlant abandonnent aux vents, ou bien qu'elles ne peuvent prospérer que sur un sable profondément remanié à chaque tempête. Une expérience toute simple démontre que ces hypothèses sont mal fondées : quand on sème les grains de *Cakile maritima* ou de *Salsola Kali* dans du sable vierge, à l'intérieur du pays, où le terrain reste donc en repos et ne reçoit pas de sel, on obtient des individus pour le moins aussi vigoureux que ceux de la plage.

Il en est exactement de même des plantes de la slikke et du schorre. On a une tendance à supposer que ces espèces sont liées aux vases saumâtres, puisque jamais on ne le trouve ailleurs. Et pourtant, dans tous les Jardins botaniques, on obtient de florissants *Suaeda maritima*, *Triglochin maritima*, *Aster Tripolium*, *Armeria maritima*, etc., qu'on cultive simplement sur les plates-bandes du jardin.

Quelle différence y a-t-il donc entre le développement spontané et la culture intentionnelle d'une même espèce ? Uniquement celle-ci : dans la nature, l'espèce est en conflit perpétuel avec toutes ses voisines, qui sont autant de concurrentes redoutables ; dans le jardin botanique, au contraire, on supprime sans répit les rivales ; dès qu'une « mauvaise herbe » lève sur l'emplacement réservé à chaque espèce, le jardinier l'arrache soigneusement et il laisse le champ libre à la plante qu'il cultive.

Ainsi donc le fait qu'une plante, qui est strictement localisée à une certaine station, peut néanmoins vivre très bien ailleurs, lorsqu'on la débarrasse de la compétition des autres plantes, montre qu'il ne s'agit pas dans ces cas d'une adaptation étroite à un certain milieu, mais d'une incapacité de la plante à soutenir la lutte pour l'existence : elle ne réussit à vivre que dans les endroits où ses rivales ne peuvent pas la suivre. En d'autres termes, les espèces qui sont localisées sur les alluvions salées n'ont pas besoin de sel, mais elles le supportent mieux que d'autres. Nous avons déjà vu plus haut (p. 317) que c'est de la même façon qu'on explique la soi-disant adaptation des végétaux au calcaire.

Voici un autre exemple du même genre. Dans tous les pays, *Scirpus triqueter* est spécial aux rivières à marées, dans la portion qui n'est pas atteinte par les eaux salées (phot. 119) ; et, même là, il est localisé à la partie de la berge qui est soumise au flux et au reflux. Très peu de Phanérogames descendent aussi bas que lui ; *Phragmites*, *Scirpus lacustris*, *S. maritimus* et *Eleocharis palustris* sont à peu près les seules qui l'accompagnent ; encore ces autres espèces y sont-elles moins vigoureuses qu'un peu plus haut. Pour cette plante-ci encore, on serait tenté de croire qu'elle a absolument besoin de vivre dans une eau renouvelée deux fois par jour lors des marées. Erreur : on la cultive facilement dans les jardins botaniques, en la mettant simplement dans une cuvelle ou un bassin. Mais il faut avoir soin de la défendre contre les autres espèces.

C'est aussi la concurrence vitale qui nous permet de comprendre l'influence que de petites différences dans l'humidité exercent sur la distribution des plantes. Un cas très frappant est celui qui est figuré dans la photographie 105 faite sur le schorre de Nieuport. Dans la moitié de gauche, le terrain est situé à environ 10 centimètres plus bas qu'à droite; à gauche, il y a presque exclusivement des *Armeria;* à droite, presque exclusivement des *Atropis.* Ceux-ci sont-ils donc incapables de descendre au niveau des *Armeria?* Nullement; ils peuvent même coloniser des espaces situés encore plus bas, où ils sont alors en mélange avec *Salicornia* et *Suaeda* (phot. 102, 103, 104, 106), mais où les *Armeria* ne croissent plus d'une manière aussi active. Serait-ce alors *Armeria* qui ne peut pas s'élever au delà de la zone où nous le voyons? Pas davantage; car *Armeria* est l'une des rares plantes du schorre qui peut sortir de ce district : il est encore abondant à la limite supérieure du schorre et empiète même sur la dune; d'ailleurs, chacun sait que cette espèce se retrouve sur les terrains calaminaires, bien loin du littoral, et qu'elle est aussi le « gazon d'Olympe » avec lequel on fait des bordures dans les jardins d'agrément.

L'explication paraît être la suivante :

Le conflit entre *Atropis* et *Armeria* est tellement vif que les deux espèces ne sont jamais en équilibre l'une vis-à-vis de l'autre : il y en a toujours une qui prédomine et qui tend à chasser l'autre. Sur les parties les plus basses du schorre (phot. 106), c'est *Atropis* qui remporte la victoire; un peu plus haut (à gauche de la photographie 105), c'est *Armeria;* si l'on monte encore de quelques centimètres, c'est de nouveau *Atropis;* tout en haut, où *Atropis* reste souffreteux, il y a encore une fois prédominance d'*Armeria.* Cette localisation étroite se remarque aussi sur les buttes qui s'élèvent sur le schorre dans sa partie basse et dans les creux de la partie haute. Tout à fait en bas, chaque petit monticule est garni d'*Armeria.* S'il est un peu plus haut, on y reconnaît trois zones superposées, n'ayant parfois chacune que 15 ou 20 centimètres de hauteur verticale : en bas, *Atropis*, *Salicornia, Suaeda;* plus haut, *Armeria;* tout en haut, *Atropis* seul. Non loin de la limite supérieure des alluvions marines, où *Armeria* est de nouveau abondant, mais en mélange avec des espèces qui ne descendent jamais sur le schorre proprement dit (*Juncus Gerardi, Plantago Coronopus, Agropyrum acutum*), tous les creux montrent une végétation essentiellement autre, composée en majorité d'*Atropis*. C'est en juin, quand *Armeria* est en fleur, que ces localisations sont le plus nettes.

Contentons-nous de ces exemples; nous en rencontrerons d'ailleurs de très démonstratifs dans la description des diverses associations.

B. — *L'absence d'ombre sur le littoral.*

Il n'y a pas seulement entre les végétaux des adaptations adverses; les exemples abondent d'espèces qui ne peuvent vivre que dans le voisinage ou, plus exactement, à l'ombre d'autres espèces. Il en est ainsi notamment pour de fort nombreuses plantes du sous-bois qui sont inaptes à se développer normalement dans les endroits trop éclairés. Or, dans les districts littoraux et alluviaux, il n'y a nulle part de bois de quelque étendue formé de grands arbres; tout au plus les dunes renferment-elles çà et là des taillis ou des petites pineraies. On ne peut donc pas s'attendre à ce qu'il y ait des plantes de sous-bois dans les districts étudiés. Les espèces qu'on pourrait appeler « sylvicoles obligatoires » ne sont pas du tout représentées; ce sont par exemple : *Athyrium Filix-femina, Aspidium Filix-mas, Carex remota, Convallaria majalis, Adoxa Moschatellina, Rubus Idaeus*, etc., qui ne se rencontrent jamais que dans les bois, mais qui sont fréquentes partout ailleurs en Belgique. Quant aux « sylvicoles facultatives » qui vivent le plus souvent à l'ombre, mais qui peuvent habiter aussi les endroits ensoleillés pourvu qu'ils soient assez humides, on les trouve sur les digues plantées d'arbres, dans les polders, par exemple *Ranunculus Ficaria, Cardamine amara*, et dans les bosquets des pannes, à l'abri des *Salix repens* et des *Hippophaës*, par exemple *Pyrola rotundifolia, Lithospermum officinale, Carex panicea.*

C. — *La symbiose mutualiste.*

Il y a encore d'autres végétaux qui ont besoin du concours d'un organisme étranger. Telles sont notamment les plantes à mycorhizes, dont nous avons déjà parlé (p. 330), et les Papilionacées. Les premières donnent asile, dans les racines, à des Champignons qui remplissent sans doute un rôle important dans leur nutrition. Nous avons déjà vu quelle est leur distribution. Quant aux Légumineuses, on sait que leurs racines portent des nodosités habitées par une Bactérie, *Rhizobium Leguminosarum*, qui a la faculté de fixer l'azote atmosphérique. Il est curieux de voir qu'il n'y a pas une seule Papilionacée sur les alluvions marines ni sur les alluvions fluviales.

D. — *Les plantes-compagnes.*

Hippophaës porte toujours sur les racines des nodosités qui ressemblent quelque peu à celles des Légumineuses, mais dont la signification éthologique n'est pas élucidée. Toutefois, on a émis l'idée que les hôtes de ces nodosités auraient la faculté soit d'assimiler l'azote gazeux, soit de faciliter de quelque autre façon la nutrition de l'Argousier. M. De Bruyne (*1905*, *1906*), qui admet cette intervention bienfaisante de l'organisme habitant les racines d'*Hippophaës*, suppose aussi que la présence de l'Argousier en un point déterminé de la dune peut y améliorer les conditions d'existence pour d'autres espèces. D'après lui, *Ligustrum vulgare* (Troène) et *Sambucus nigra* (Sureau) ne se rencontrent jamais dans les dunes qu'aux endroits qui sont habités, ou qui ont été habités récemment par *Hippophaës*; ce seraient donc des plantes compagnes de l'Argousier.

E. — *Les plantes parasites.*

De même que pour les animaux parasites, je pense qu'il serait sans intérêt d'énumérer les Champignons parasites des diverses plantes habitant les districts littoraux et alluviaux. On trouvera d'ailleurs dans la *liste des associations* les parasites des plantes des dunes et des polders littoraux.

Il y a quelques-uns de ces Champignons qui méritent une mention spéciale. Ce sont ceux qui, tout en parasitant une espèce répandue dans tous les districts, l'attaquent plus activement dans certaines stations. Ainsi *Phytophthora infestans* ravage beaucoup plus les Pommes de terre dans les polders que dans les dunes, ce qui tient sans doute à l'humidité plus grande du sol des polders. Au contraire, *Taphrina aurea*, qui est relativement rare sur les feuilles de *Populus monilifera* des polders, infeste très fortement le même Peuplier dans les dunes, à tel point que beaucoup de feuilles sont ondulées sur toute leur surface. C'est sans doute la plus grande vigueur des Peupliers dans les polders qui les préserve de l'attaque; ce qui tend à le faire supposer, c'est que les feuilles des fortes pousses qui naissent après recépage restent également indemnes dans les dunes.

Un mot sur les Phanérogames parasites. *Thesium humifusum* ne s'écarte jamais des dunes, quoiqu'il puisse rencontrer aussi dans les polders les *Galium*, *Ononis*, etc., qu'il parasite d'habitude. *Viscum album* n'a jamais été signalé dans les districts littoraux et alluviaux. Parmi les Cuscutes, je n'ai jamais vu que *Cuscuta Epithymum* dans un champ de Trèfle. On ne cultive le Trèfle que dans les polders. Il est parfois attaqué à tel point par *Orobanche minor*, que la récolte est insignifiante et qu'on doit labourer le champ.

CHAPITRE III.

LES ASSOCIATIONS VÉGÉTALES.

Les rapports de l'éthologie et de la géobotanique.

Dans le chapitre précédent, j'ai essayé d'exposer les conditions d'existence dans les districts alluviaux et littoraux, ainsi que l'action directe de ces conditions sur la flore, et la façon dont les végétaux s'y adaptent à elles. Sauf pour le climat, le milieu est très différent d'un district à l'autre; encore est-il juste d'ajouter que le climat, tout en étant sensiblement le même partout, agit différemment sur les plantes suivant que celles-ci habitent un sol compact ou un sol meuble et que, par exemple, leurs façons d'hiverner, puis de revenir à la surface au printemps varient avec les districts.

Ce chapitre-ci sera consacré à l'étude des associations qui occupent les diverses stations des districts littoraux et alluviaux. J'entends par « association (¹) », l'ensemble des espèces végétales qui sont adaptées aux mêmes conditions d'existence et qui vivent donc en mélange dans une station, c'est-à-dire dans l'endroit où ces conditions d'existence sont réalisées.

On constate aisément que sur un territoire restreint, soumis au même climat et composé du même sol, les conditions ne sont pourtant pas identiques partout : ici la présence d'arbres ou de grands arbustes crée de l'ombre et permet à certaines plantes de s'installer; là le terrain est en déclivité et la pente est exposée à une lumière plus forte, ou à des averses plus copieuses, ou à des vents plus violents; ailleurs le sol se creuse et le fond de la dépres-

---

(¹) Je renonce au mot formation, qui est souvent employé, mais qui prête à confusion.

sion nourrit une végétation qui a besoin de beaucoup d'humidité; plus loin, une espèce envahissante a pris pied, et à mesure qu'elle s'étend détruit toutes ses voisines, sauf les quelques rares plantes qui peuvent s'accommoder de vivre avec elle. Notons aussi que la flore n'est pas la même pour toutes les saisons : telle plante qui est complètement développée en plein été, n'existait pas encore l'hiver précédent ou était engourdie; par contre, d'autres, qui ne jouent aucun rôle en été, s'épanouissent en hiver et au printemps.

On comprend donc que la flore soit éminemment variable d'un point à l'autre, même sur un terrain aussi uniforme en apparence que l'est le district des dunes littorales ou celui des polders argileux. Il nous serait impossible, dès à présent, de démêler tous les facteurs qui interviennent, successivement ou simultanément, pour donner à chaque association végétale son cachet propre. Dans le chapitre précédent, nous avons dû nous contenter d'indiquer d'une façon succincte les principales adaptations des plantes vis-à-vis des nécessités du monde extérieur; mais il reste certainement beaucoup de faits éthologiques que nous ne soupçonnons pas, quoique leur intervention soit peut-être décisive dans le conflit qui se termine par la prépondérance de telles espèces et l'élimination de telles autres. Et parmi les adaptations que nous connaissons, — sinon dans leurs détails, au moins d'une manière globale, — combien n'y en a-t-il pas dont l'importance réelle risque d'être mal appréciée? Qui donc oserait affirmer que la faculté de produire des mycorhizes assure ou n'assure pas aux végétaux un avantage considérable pour l'exploitation du sol? Si les idées de M. WHITNEY (voir p. 305) au sujet de la fertilité du sol arable se vérifient, il est certain qu'elles vont avoir leur répercussion sur la géographie botanique et que nous devrons remanier nos idées au sujet de l'adaptation des plantes aux qualités du sol.

Enfin, il y a de nombreux phénomènes qui n'ont pas été étudiés dans leurs relations avec la géographie botanique. Ainsi, on ne s'est guère occupé des curieuses adaptations que présente la germination des Phanérogames; il est pourtant probable qu'elles expliqueraient l'absence ou la présence de certaines espèces dans une station donnée.

L'application de l'éthologie à la géobotanique se heurte encore à d'autres difficultés. Il y a sans aucun doute de nombreuses adaptations qui n'ont pas été acquises actuellement, mais que la plante a héritées de ses ancêtres et qu'elle a conservées telles qu'elles. Nous avons déjà rencontré l'un de ces cas : il ne semble pas que l'*Asparagus* de notre côte ait acquis chez nous ses cladodes; il paraît plus probable qu'il les a reçus d'un ancêtre ayant vécu ailleurs (voir p. 292). De même, *Ranunculus Ficaria* produit des fleurs qui ne lui servent à rien, puisqu'elles ne donnent jamais de bonnes graines, mais que la plante continue à former, par tradition, pourrait-on dire. Ces exemples, que l'on pourrait multiplier sans peine, nous enseignent la prudence dans l'interprétation de l'éthologie.

Ajoutons encore un dernier point, que nous avons déjà touché plus haut. Il y a dans chaque endroit, non seulement la végétation la mieux adaptée à l'habiter au moment actuel, mais aussi les reliques de celle qui y vivait auparavant lorsque le milieu était plus ou moins différent de ce qu'il est maintenant. Ainsi pendant les années où le niveau de la nappe aquifère baisse dans les dunes, les plantes des pannes doivent subir un déplacement correspondant (p. 343). Seulement, les mouvements rapides à la poursuite de l'eau ne sont possibles que pour les espèces annuelles, produisant d'innombrables graines. Quant aux espèces vivaces, elles doivent rester aux points initiaux et vivoter là en attendant le retour d'une humidité plus favorable. On voit pendant les années sèches, les *Pyrola rotundifolia*, *Herminium Monorchis*, *Parnassia palustris*, etc., tout petits et incapables de fleurir, se maintenir tant bien que mal dans un sol trop pauvre en eau et où certainement ils ne pourraient pas s'installer à partir de la graine. De même, dans les polders, plusieurs espèces des schorres se sont conservées sur des territoires dont l'endiguement définitif est relativement récent : ainsi *Aster Tripolium* est encore abondant le long du Groote Keygnaert kreek (dans le polder de Snaeskerke) et au bord de plusieurs étangs du nord de la Flandre, aux environs de Sint-Jan-in-Eremo. Ces cas, et beaucoup d'autres analogues, ne peuvent être compris que si l'on connaît l'histoire de ces endroits.

Toutefois les incertitudes et les lacunes de nos connaissances éthologiques ne doivent pas nous empêcher de tendre vers l'explication complète des relations, multiples et souvent peu apparentes, qui unissent les espèces d'une même station les unes aux autres et qui les mettent toutes sous la dépendance du milieu propre à cette station. De plus en plus, au contraire, nous devons nous efforcer de débrouiller l'inextricable écheveau de causes qui agissent, chacune avec une valeur déterminée et au moment voulu, pour établir l'adaptation de chaque espèce aux conditions qu'elle rencontre dans la station étudiée. D'importants travaux généraux ont été consacrés à décrire les adaptations des végétaux au climat, au sol, etc., dans les principales régions de la Terre. On peut citer en toute première ligne les admirables livres de SCHIMPER (*1898*) et de M. WARMING (*1902*), le dernier s'occupant plus spécialement de définir les associations et d'indiquer leurs caractères. Mais ces ouvrages d'ensemble, qui embrassent la végétation de toute la Terre, ne peuvent évidemment pas entrer dans le détail; et c'est aux botanistes qui étudient chacun leur propre pays à faire connaître d'une façon complète les adaptations des végétaux peuplant les divers territoires.

De même que la botanique descriptive a dû renoncer à définir chaque espèce par une courte diagnose — qui est insuffisante à donner un coup d'œil d'ensemble de la plante — et qu'elle doit faire la description complète et détaillée de toutes les particularités, de même la géographie botanique en arrivera fatalement à faire entrer dans la description de chaque association non pas seulement les traits généraux, — qui d'ailleurs ne sont pas toujours assez nettement tranchés et qu'on est alors amené à forcer un peu, — mais tout l'ensemble des adaptations de ces végétaux. En d'autres termes, tous les faits éthologiques ont leur valeur pour la géographie botanique, tous se reflètent dans la composition et dans la physionomie des associations.

Pour atteindre cet idéal, encore fort éloigné, hélas ! il faut commencer par faire l'inventaire de l'éthologie de chaque espèce. C'est ce que représente la « liste éthologique », dans laquelle j'ai essayé de réunir toutes les adaptations, même celles dont les applications géobotaniques ne sont pas du tout manifestes jusqu'à présent.

Je me rends fort bien compte de l'insuffisance du tableau qui a été dressé; les lacunes y sont nombreuses; mais elles pourront être comblées sans trop de peine par des observations ultérieures.

Classification des districts littoraux et alluviaux.

Nous avons déjà indiqué plus haut (p. 202) les limites générales des divers districts géobotaniques du littoral et de la plaine alluviale de la basse Belgique. Nous les préciserons davantage à propos de chaque district. Dans le chapitre précédent, nous avons aussi défini les principales conditions d'existence; la conclusion générale de cette étude est que c'est surtout par le sol que les districts considérés se différencient. On pourrait donc les classer soit d'après la nature lithologique du sol, soit d'après son origine géologique.

Au point de vue de la composition du sol, les districts littoraux et alluviaux se rangent en deux catégories bien tranchées : ceux dont la terre est formée de sable, qui sont les dunes littorales et les polders sableux (sable à Cardium), et ceux où il y a de l'argile presque pure, c'est-à-dire les alluvions marines, les alluvions fluviales et les polders proprement dits.

A ces différences dans la constitution physique s'en ajoutent d'autres qui sont d'ordre chimique. Dans les dunes et sur le sable à Cardium, les plantes ne produisent chaque année que des pousses courtes et assez chétives, de telle sorte que leur accroissement est fort lent; dans les polders et sur les alluvions fluviales, la croissance est au contraire extraordinairement vigoureuse. Cette différence dans la production de matière par les végétaux correspond naturellement à la difficulté plus ou moins grande qu'ils éprouvent à se procurer des aliments.

On peut classer les dunes et les polders sablonneux avec les associations que M. Graebner (*1903*) appelle les formations (¹) à sol pauvre en aliments, tandis que les polders et les alluvions

---

(¹) Voir la note au bas de la page 362.

fluviales feraient partie des formations à sol riche en aliments. Quant aux alluvions marines, elles appartiendraient aussi à cette dernière catégorie; seulement il y a en elles un facteur, la présence de chlorure de sodium en solution concentrée, qui empêche l'absorption facile des sels alimentaires par la plante, de telle sorte que malgré l'abondance de substances nutritives, la végétation y reste assez souffreteuse (¹).

Je m'empresse d'ajouter qu'en classant les districts littoraux et alluviaux d'après les matières nutritives, je n'entends nullement attaquer les idées de M. WHITNEY. Il est, en effet, possible que dans les dunes et le sable à Cardium il y ait des sels assimilables en quantité suffisante, mais que la présence de substances toxiques, excrétées par certains végétaux, affaiblisse d'autres espèces, ou s'oppose à l'absorption par celles-ci des aliments contenus dans le sol (²); il y aurait là quelque chose d'analogue à ce qui a lieu sur les alluvions marines pour le chlorure de sodium.

On peut aussi classer les districts considérés d'après l'origine géologique du sol. Dans les polders argileux, le terrain qui est soustrait aux inondations de la marée depuis la construction des digues, est absolument stable et ne subit d'autres changements de configuration que ceux que lui imprime l'Homme. Les polders sablonneux, formés de sable à Cardium, sont également stables, sauf dans les quelques points qui portent des dunes.

Les autres districts, au contraire, sont soumis à des remaniements incessants. Dans les alluvions marines et les alluvions fluviales, la sédimentation se continue sous nos yeux; dans les dunes, chaque tempête modifie plus ou moins le modelé des monticules de sable.

(¹) M. GRAEBNER (*1903*) fait des « formations » croissant sur un sol salé une catégorie spéciale qu'il oppose aux formations à sol pauvre et aux formations à sol riche. Je ne vois pas les raisons pour lesquelles il établit cette distinction.

M. RAMANN (*1905*, p. 412), qui divise également les sols suivant leur richesse en aliments, classe les sols salés dans la catégorie des sols riches.

(²) Nous verrons plus loin qu'il y a des objections à cette hypothèse.

Nous suivrons, dans l'étude des associations, l'ordre suivant : 1° district des dunes littorales ; 2° district des alluvions marines ; 3° district des alluvions fluviales ; 4° district des polders argileux ; 5° district des polders sablonneux.

§ 1. — District des dunes littorales.

I. — Limites.

Les limites des dunes ne sont pas toujours aussi précises qu'on les imaginerait. Du côté de la mer, il ne peut y avoir aucune hésitation : les dunes se continuent directement avec la plage et celle-ci fait donc partie du district que nous envisageons en ce moment ([1]). A Westende et près du Coq (voir carte 1, hors texte), les dunes se continuent avec le sable à Cardium ; lorsque celui-ci est également soulevé en dunes, comme c'est le cas à Westende, il devient fort difficile d'établir une démarcation précise entre les deux terrains. (Voir carte 2, B et C [hors texte], et fig. 12, p. 193.)

A Knocke se présente une difficulté d'un autre ordre. La grande plaine comprise entre le Kleyne Vlakte et la Digue Internationale, au nord de l'ancien fort Saint-Paul (voir carte 4, C), dont l'altitude moyenne n'est que d'environ 5 mètres, et sur laquelle ne s'élèvent nulle part de vraies dunes, est endiguée depuis 1872 seulement ; jusqu'à ce moment, elle était livrée aux incursions périodiques de la mer (voir fig. 16, p. 202). Mais anciennement (voir fig. 15, p. 201), ce même territoire était constitué par des dunes. Celles-ci avaient

---

([1]) Je ne tiens pas compte dans ce travail des quelques stations artificielles d'Algues marines et de lichens qui ont été établies soit sur la plage (brise-lames, épis, etc.) ou à l'entrée des ports (estacades), ni des flaques qui persistent sur la plage à marée basse et dans lesquelles croissent des Diatomées et parfois quelques Flagellates du Plancton marin. Ces associations seront traitées avec tous les développements nécessaires dans le travail de M^{lle} Wery qui paraît dans ce même volume du *Recueil*. Pourtant j'ai cru utile, afin de donner un coup d'œil d'ensemble de toutes les associations littorales et alluviales, de mettre en tête des planches photographiques quelques vues d'estacades et de flaques (phot. 1 à 5).

été simplement aplanies par les eaux marines et le sol est encore maintenant constitué de sable à peu près pur. Dans les tableaux *H, I, J* (p. 308, ss.), cette terre a été considérée comme un polder sablonneux (de sable à Cardium) plus récent que les autres polders sablonneux.

A l'autre extrémité du littoral se présente une nouvelle cause d'imprécision. J'ai déjà indiqué ce fait, qu'il existe dans les dunes de La Panne une enclave qui pourrait bien être un îlot flandrien n'ayant pas été atteint par l'inondation poldérienne (p. 187). Or, immédiatement au sud de cet îlot, mais séparé de lui par des dunes typiques, puis par des polders argileux, il y a une bande de dunes, entourées de toutes parts de polders argileux, qui s'étendent depuis Ghyvelde (en France) jusqu'à Adinkerke, en Belgique, sur une longueur d'environ 5 kilomètres (voir carte 4, B). D'après M. BLANCHARD (*1906*, p. 148), cette ligne de dunes serait aussi d'origine flandrienne. Comme leur végétation actuelle ressemble beaucoup à celle du sable à Cardium, je réunis ces dunes internes (¹) aux polders sablonneux.

II. — AGE DES DUNES.

Il est probable que le littoral de notre pays était déjà bordé de dunes à l'époque où florissait la grande forêt marécageuse occupant toute la Basse-Belgique. Or, nous savons que dans les temps préhistoriques, le pays était plus étendu qu'il ne l'est maintenant (voir p. 183) et que le littoral dépassait le littoral actuel.

Lorsque le sol s'affaissa, les eaux de la mer et des fleuves se répandirent sur la plaine basse derrière les dunes, y détruisirent la végétation marécageuse qui se transforma en tourbe, et déposèrent par-dessus celle-ci une couche d'argile (p. 186). En même temps, la terre ferme reculait devant la mer du Nord et les dunes suivaient naturellement ce mouvement de retrait : chaque fois

---

(¹) Il n'y a nulle part en Belgique de dunes internes analogues aux Binnenduinen qui se rencontrent en beaucoup d'endroits du littoral hollandais, par exemple près de La Haye et près de Haarlem.

que la bordure des dunes était rasée par les flots, une autre rangée de monticules de sable se construisait en arrière de la première, au bord de la nouvelle plage. Seulement, alors que les toutes premières dunes étaient posées directement sur le sol flandrien, les suivantes se formèrent dans des endroits qui avaient déjà été envahis par les eaux saumâtres et où existait donc un lit d'argile ; d'où le fait que sous les dunes il y a partout une couche imperméable.

Le recul de la terre cessa au IX^{e} siècle ; non parce que l'affaissement du sol s'arrêta, mais parce que l'Homme réussit alors à construire des digues suffisamment fortes pour résister aux vagues. A partir de ce moment, les dunes étaient plus stables, et on peut affirmer que depuis le XI^{e} siècle elles occupent sensiblement leur situation actuelle (p. 190).

Mais il ne faut pas croire que toutes nos dunes datent du XI^{e} siècle. Sous l'action des vents d'W. et de NW., le sable est sans cesse refoulé vers l'intérieur, et à chaque tempête une nouvelle couche siliceuse va recouvrir les polders voisins des dunes. Cette progression, tantôt rapide quand les tempêtes sont violentes et que le sable est sec, tantôt lente lorsque des années calmes et pluvieuses se succèdent, se poursuit depuis toujours; les dunes les plus rapprochées de l'intérieur sont donc, en règle générale, plus récentes que les autres.

Voici quelques données historiques relatives aux dunes de Coxyde. Une carte du comté de Flandre, dressée en 1744 par Fricx, et que j'ai pu consulter au musée Merghelynck, à Ypres, indique des bois à Coxis (= Coxyde) entre l'église et l'Abbaye des Dunes. Or, l'église occupait à cette époque à peu près la même situation que maintenant, et les ruines de l'Abbaye des Dunes se trouvent près de l'endroit indiqué sur la carte 2,A : « Kappel van den Z. Idesbaldus ». Une autre carte, celle de Brachéry, qui date de 1782, et qui est également conservée au musée Merghelynck, ne mentionne plus de bois en cet endroit. Il est donc probable que l'ensevelissement des arbres sous le sable et la création de ces dunes, maintenant hautes d'une quinzaine de mètres, sont postérieurs à 1744.

Lorsqu'en 1901 le Jardin botanique de l'État de Bruxelles établit un Terrain expérimental dans les dunes de Coxyde, non loin du village, le creusement d'une mare amena la découverte d'un ancien sol cultivé en dessous de la dune actuelle, et les ouvriers ramassèrent plusieurs liards de France, datant du règne de Louis XV (vers 1750).

Comme on le voit, ce fait est d'accord avec les indications des cartes. Ajoutons encore que les Peupliers (*Populus monilifera*), qui habitent les dunes proches des polders à Coxyde, ne sont pas du tout des buissons, comme on pourrait le supposer (phot. 85, 123), mais des arbres dont le tronc est enfoui dans le sable; on s'explique ainsi pourquoi ces Peupliers sont si bien venants, alors que partout ailleurs dans les dunes ils restent fort chétifs; c'est parce que ceux de Coxyde puisent leur nourriture non dans le sable de la dune, mais dans l'argile sous-jacente.

A Coxyde, ce ne sont pas seulement les dunes bordant les polders qui sont récentes; celles qui bordent la plage sont également plus neuves que celles qui occupent le milieu. Pendant les mois d'août et septembre 1907, M. Paul Jacques, ingénieur, a déterminé avec précision, à l'aide d'un théodolite, le niveau de plusieurs grandes fosses qui se trouvent entre les dunes proches de la plage à La Panne, à Coxyde et à Oostduinkerke. Il a constaté qu'elles sont sensiblement au niveau de la plage actuelle. Or, ces fosses renferment de nombreux ossements, des galets de tourbe, des pierres (notamment des morceaux de granit), des poteries du moyen âge et d'autres objets trop pesants pour que le vent ait pu les y apporter. La présence de ces corps, d'ailleurs identiques à ceux qu'on ramasse sur la plage, s'explique aisément si l'on admet que les creux sont des restes d'anciennes plages qui ont été ensevelies sous les dunes. Il semble au premier abord que ceci soit en contradiction avec ce que nous savons au sujet de l'affaissement du littoral. En réalité, le littoral descend à Coxyde comme ailleurs; seulement les courants marins apportent ici du sable qui se dépose sur la plage et qui, pendant les tempêtes d'W. et de NW., va s'accumuler en petites dunes au delà des atteintes des vagues. On voit naître nettement de nouvelles dunes en avant du bourrelet plus ancien (phot. 7 à 12), dans toute la partie du littoral comprise entre la frontière française et Lombartzyde. Au delà de ce point, c'est-à-dire depuis Westende jusqu'à la frontière néerlandaise, c'est le contraire qui a lieu : les courants rongent la côte et enlèvent du sable. Dans toute la portion orientale de la côte, les dunes sont donc constamment entamées par la mer, et on est obligé de les protéger (phot. 13 et 14). Alors qu'à Coxyde il y a dans les pannes entre les hautes dunes, des plages fossiles, à Wenduyne, il y a sur la plage, des pannes fossiles.

En résumé, les dunes les plus anciennes ne datent que du IX^e^, X^e^ ou XI^e^ siècle. Mais il y a sans doute partout, le long de la limite des dunes et des polders, des monticules d'âge plus récent. De plus, il y a aussi une ou plusieurs rangées de dunes jeunes près de la plage, dans la partie de la côte comprise entre la frontière française et Lombartzyde. Vers l'E., au contraire, les dunes anciennes sont directement battues par les flots et elles s'effriteraient rapidement si l'Homme n'avait pas soin de les défendre.

III. — Nature du sol.

Les dunes sont constituées de sable siliceux qui est à peu près le même partout. Entre les grains du sable, l'eau filtre très facilement; les aliments minéraux sont peu abondants et ils ne sont retenus par rien; les coquillages transportés par le vent amènent dans les dunes du calcaire; l'embrun des vagues y arrive et y apporte du chlorure de sodium. Examinons successivement ces divers points.

A. — *Circulation de l'eau.*

Les dunes reposent sur un lit imperméable d'argile. L'eau qui passe à travers le sable gagne rapidement les couches inférieures, et la capillarité étant faible, le liquide ne remonte pas bien haut vers la surface. Il résulte de ces faits que les creux suffisamment profonds renferment des mares, que les creux moins profonds restent néanmoins humides, et que les monticules, même les plus petits, sont très secs en été. Or, comme ces derniers couvrent dans les dunes littorales une étendue considérable, le district dans son ensemble possède donc une flore nettement xénophile.

B. — *Insuffisance des aliments.*

Ce n'est pas seulement le manque d'eau qui empêche la croissance vigoureuse des plantes de la dune, car même dans les fonds humides la végétation reste rabougrie.

Il ne semble pas qu'on puisse incriminer l'empoisonnement du sol par des substances qu'excréteraient les racines, ainsi que l'admet la théorie de M. Whitney.

D'après les auteurs américains, les poisons passent lentement dans le sous-sol; comme toutes les terres qu'ils ont étudiées sont assez compactes, la circulation de l'eau y est lente et les substances toxiques peuvent donc s'y accumuler. C'est la richesse en poisons qui, d'après eux, rend la terre profonde inapte à nourrir les végétaux. Or, dans les dunes, on constate aisément que le sous-sol est plus fertile que le sable superficiel.

Ce n'est pas non plus, à mon avis, la présence de matières toxiques qui peut rendre compte de la pauvreté de la végétation des pannes, car là aussi, les poisons seraient bientôt enlevés. Nous savons, en effet, par l'exemple des variations de niveau des mares (p. 340), que l'eau filtre rapidement à travers le sable, même quand il est légèrement chargé d'humus comme celui des pannes. D'autre part, il est peu probable que les poisons soient retenus par l'humus du sous-sol, car dans les pannes, tout comme sur les monticules, le sous-sol est beaucoup plus fertile que le sol superficiel (1).

Je crois donc pouvoir conclure que si la théorie de M. Whitney est exacte en ce qui concerne les terres arables habituelles (ce qui est fort possible), elle n'est pas applicable aux dunes, et que le rabougrissement de la végétation, qui est si frappant dans les sables littoraux, doit être attribué au manque d'aliments.

---

(1) Ainsi, quand on a creusé en 1902 la mare du Terrain expérimental, le sable noirci par l'humus, qui était extrait de la profondeur, fut jeté dans la panne voisine : pendant quelques mois la végétation crût avec une vigueur inaccoutumée.

Pour se rendre compte des qualités d'un terrain, il vaut peut-être mieux y planter des espèces étrangères, dont les exigences nutritives sont bien connues, que de se contenter d'étudier uniquement la flore spontanée : les espèces introduites, moins bien adaptées à ce genre de terrain, manifesteront plus vivement les difficultés qu'elles rencontrent à s'y installer et à y soutenir la concurrence vitale.

Des expériences de ce genre sont fréquentes dans les dunes. Il y a d'abord les champs cultivés des pannes, dans lesquels, malgré une fumure abondante, il est pratiquement impossible d'obtenir autre chose que le Seigle et la Pomme de terre, dont les exigences minimes sont bien connues. En fait d'arbres et d'arbustes, on n'a réussi à introduire que les espèces dont les besoins alimentaires sont faibles et qui prospèrent même sur de mauvaises terres : *Alnus glutinosa* (Aune ordinaire) (phot. 64), *Alnus incana* (Aune blanc), *Pinus sylvestris* (phot. 87 à 90), *P. Pinaster* (Pin maritime) (phot. 21 et 32). Quant aux *Populus monilifera* (phot. 61 et 62) et *P. alba*, ils ne prospèrent qu'au voisinage immédiat des champs et le long des fossés qui les limitent. Ceux qu'on plante ailleurs, par exemple dans les pannes, restent souffreteux et ne produisent que des rameaux courts garnis de feuilles petites, très sujettes aux attaques de *Taphrina aurea* et tombent fort tôt en automne. — Parmi les *Salix*, il n'y a guère que *S. Caprea* (Saule Marsault) qui prospère dans les dunes. Tous les autres qu'on a essayés, notamment *S. daphnoides*, souffrent beaucoup et meurent.

Il m'a semblé intéressant de faire sur ce point une série d'expériences aussi variées que possible et dont je pouvais à chaque instant contrôler les résultats. Lorsque le Jardin botanique de l'État, à Bruxelles, établit en 1902 un Terrain expérimental dans les dunes de Coxyde, j'ai fait des plantations d'arbres et d'arbustes dans le but de voir jusqu'à quel point ces espèces ligneuses pourraient s'accommoder des conditions d'existence que leur offre le sable bien fixé et portant une florissante végétation de Mousses, de lichens et de Phanérogames. Afin de placer les végétaux introduits à peu près dans les mêmes conditions que la flore spontanée, je ne détruisais pas celle-ci ; je me suis contenté de faire des trous d'environ $0^{m}75$ de profondeur sur une largeur de $0^{m}30$. La plantation était faite avec tous les soins voulus, de manière à mettre à la disposition des racines du sable bien meuble. Mais je ne supprimais pas ainsi la lutte pour l'existence, puisque les végétaux voisins avaient également l'occasion d'envoyer leurs organes d'absorption dans la terre fraîchement remuée.

Ce n'est évidemment pas de cette façon qu'il faudrait agir si l'on voulait faire des essais de boisement dans les dunes. M. VAN DE CASTEELE, conducteur principal des Ponts et Chaussées, à Blankenberghe, m'a dit que lorsqu'il a exécuté les plantations près du Coq, il a fait défoncer tout le terrain à un mètre de profondeur et détruire complètement la végétation spontanée. Seulement, on conçoit qu'une expérience conduite de cette façon n'aurait pas répondu au problème tel que je me l'étais posé.

Les arbres et arbustes avaient été obligeamment mis à ma disposition par l'Administration des Eaux et Forêts. Je suis heureux de pouvoir ici remercier M. CRAHAY, inspecteur principal, qui me permit de choisir dans les pépinières des Eaux et Forêts, à Groenendael, tous les plants dont j'avais besoin. De chaque espèce, j'avais reçu un nombre d'exemplaires variant d'une dizaine à une centaine. Il n'est que juste de remercier également la « Société civile des dunes de Coxyde et d'Oostduinkerke » qui consentit à louer au Jardin botanique un terrain convenable pour l'établissement de ces expériences et de bien d'autres.

Deux emplacements avaient été choisis dans le Terrain expérimental, tous les deux ayant une partie humide et une partie plus sèche. J'avais soin, naturellement, de mettre les plantes avides d'eau dans la portion basse et les plantes indifférentes dans la portion haute. Il y avait aussi un endroit où chaque rangée d'individus de la même espèce occupait à la fois le terrain humide et le terrain sec : on constatait alors très nettement que ceux du sable humide se développaient le mieux.

Les plantations ont été faites en deux fois : en automne 1902 et au printemps 1904. D'une façon générale, les premières ont donné des résultats plus favorables que les secondes, ce qui est en désaccord avec ce qu'on observe d'habitude : presque toujours il vaut mieux planter en avril, lorsque la terre est bien humectée par les pluies d'hiver, qu'en automne, lorsque le sable est trop aride. Je ne puis attribuer l'insuccès de mes plantations du printemps 1904 qu'aux vents d'E. qui ont soufflé d'une façon persistante pendant les mois d'avril et de mai.

Pendant les années 1902 et 1903, les plantations étaient restées exposées aux attaques des Lapins; mais à partir de la fin de 1903, un treillage en fil de fer écartait les Rongeurs (voir phot. 46).

Le tableau *N* résume toutes mes observations sur ces cultures. Comme on le voit, il n'y a qu'un petit nombre d'espèces qui aient pu prendre pied dans la dune. Encore, parmi celles-ci, y en a-t-il très peu dont la croissance ait été assez forte pour remplacer les rameaux qu'ils avaient perdus aussitôt après la plantation et pour faire regagner aux plantes leur hauteur primitive. Citons parmi ces espèces privilégiées : *Pinus montana*, *Picea alba*, *P. pungens*, *P. excelsa*, *Alnus incana*. A part la dernière espèce, toutes ont normalement une croissance lente ou même très lente.

Quelques autres plantes, après avoir beaucoup souffert au début, semblent maintenant prêtes à pousser avec plus de vigueur; ce sont, par exemple : *Amorpha fruticosa*, *Acer Negundo*, *A. californicum*, *Fraxinus pubescens;* leurs pousses, formées au ras du sol, s'allongent convenablement et persistent d'une année à l'autre. Mais la plupart des plantes sont très mal portantes; chaque année, il y a une nouvelle portion de rameaux primitifs qui se dessèche, et elles finiront inévitablement par succomber. D'ailleurs, beaucoup d'entre elles sont déjà mortes.

Dans l'expérience qui vient d'être rapportée, il y a une cause d'erreur provenant de l'inégale humidité du terrain : on pourrait se dire que l'état maladif des plantes essayées tient non pas tant à l'absence d'éléments minéraux qu'au manque d'eau. Cette objection n'est certainement pas valable pour toutes les espèces; il en est quelques-unes, telles qu'*Acer Negundo*, qui croissent mieux dans la portion élevée, où l'herbe est rare, que dans la portion basse, où l'eau est abondante, mais où la lutte pour l'existence est

TABLEAU N.

Arbres et arbustes plantés dans le Terrain expérimental établi par le Jardin botanique de l'État, dans les dunes de Coxyde.

Pouss. bien. = Poussent bien; sont, en 1907, environ aussi grands qu'au moment de la plantation.

Poussent. = Les individus plantés sont tous restés vivants; ils ont d'abord perdu une grande partie de leurs rameaux, mais ont presque repris, en 1907, la taille qu'ils avaient lors de la plantation.

Pouss. mal. = La plupart des individus sont encore vivants; ils sont plus petits qu'au moment de la plantation (tous les rameaux anciens sont morts, mais ils ont repoussé près du sol).

Malades. = Les individus sont jaunâtres, pâles; les feuilles tombent prématurément; les pousses nouvelles sont très courtes. Il y en a aussi qui sont morts ou mourants.

Pouss. part. = Il n'y a qu'un nombre restreint d'individus qui survivent, mais ils poussent assez bien.

Rés. part. = Presque tous sont morts; les quelques-uns qui résistent sont malades.

Au. 02 = Plantés en automne 1902.

Pr. 04 = Plantés au printemps 1904.

	DATE de plantation.	ÉTAT en août 1903.	ÉTAT en sept. 1904.	ÉTAT en sept. 1907.
CONIFÈRES.				
Pinus silvestris L. (de Riga)	Pr. 04		Malades.	Morts.
P. montana Mill. . . .	Au. 02	Pouss. bien.	Pouss. bien.	Pouss. bien.
— —	Pr. 04		Poussent.	Pouss. mal.
P. Laricio austriaca Endl.	Pr. 04		Poussent.	Pouss. mal.
P. — *corsicana* hort.	Au. 02	Pouss. bien.	Pouss. bien.	Pouss. bien.

TABLEAU N (*suite*).

	DATE de plantation.	ÉTAT en août 1903.	ÉTAT en sept. 1904.	ÉTAT en sept. 1907.
Pinus massoniana S. et Z. .	Au. 02	Pouss. bien.	Pouss. bien.	Pouss. bien.
P. ponderosa Dougl. . .	Pr. 04		Poussent.	Rés. part.
P. banksiana Lamb. . .	Au. 02	Malades.	Malades.	Rés. part.
P. Thunbergi Parl. . . .	Pr. 04		Pouss. bien.	Pouss. bien.
P. Strobus L.	Au. 02	Malades.	Morts.	
P. excelsa Wall.	Au. 02	Pouss. part.	Malades.	Rés. part.
P. Cembra L.	Au. 02	Poussent.	Pouss. part.	Pouss. part.
—	Pr. 04		Morts.	
P. rigida Mill.	Pr. 04		Malades.	Morts.
Larix americana Michaux.	Au. 02	Pouss. part.	Morts.	
L. leptolepis Murr. . . .	Au. 02	Malades.	Rés. part.	Rés. part.
Picea excelsa Lk. . . .	Au. 02	Pouss. bien.	Pouss. bien.	Pouss. bien.
—	Pr. 04		Poussent.	Pouss. part.
P. alba Lk.	Au. 02	Pouss. bien.	Pouss. bien.	Pouss. bien.
—	Pr. 04		Pouss. bien.	Pouss. bien.
P. nigra Lk.	Au. 02	Pouss. part.	Malades.	Rés. part.
—	Pr. 04		Malades.	Morts.
P. sitchensis Carr. . . .	Au. 02	Malades.	Malades.	Malades.
P. Omorica Pancic. . .	Au. 02	Poussent.	Poussent.	Poussent.
— — . . .	Pr. 04		Malades.	Morts.

TABLEAU N (*suite*).

	DATE de plantation.	ÉTAT en août 1903.	ÉTAT en sept. 1904.	ÉTAT en sept. 1907.
Picea pungens Engelm. .	Au. 02	Pouss. bien.	Pouss. bien.	Pouss. bien.
— — . .	Pr. 04		Poussent.	Rés. part.
Tsuga canadensis Carr . .	Pr. 04		Morts.	
T. mertensiana Carr. .	Pr. 04		Morts.	
T. Douglasii Carr. . . .	Au. 02	Pouss. part.	Rés. part.	Rés. part.
Abies pectinata D C. . .	Au. 02	Pouss. part.	Rés. part.	Rés. part.
A. Pichta Forb. . . .	Au. 02	Morts.		
A. balsamea Mill. . . .	Au. 02	Morts.		
A. concolor Lindl. et Gord.	Au. 02	Morts.		
A. nobilis Lindl. . . .	Au. 02	Morts.		
A. grandis Lindl. . . .	Au. 02	Morts.		
Taxodium distichum Rich.	Au. 02	Pouss. mal.	Pouss. mal.	Morts.
Thuya gigantea Nutt. . .	Au. 02	Pouss. mal.	Malades.	Morts.
— — . . .	Pr. 04		Morts.	
Chamaecyparis pisifera S. et Z.	Pr. 04		Morts.	
C. obtusa	Au. 02	Morts.		
Juniperus virginiana L. .	Au. 02	Pouss. mal.	Pouss. mal.	Pouss. mal.
— — . .	Pr. 04		Pouss. mal.	Rés. part.
MONOCOTYLÉDONÉES				
Arundinaria japonica Sieb.	Au. 04	Pouss. mal.	Malades.	Malades.

TABLEAU N (*suite*).

	DATE de plantation.	ÉTAT en août 1903.	ÉTAT en sept. 1904.	ÉTAT en sept. 1907.
DICOTYLÉDONÉES				
Juglandales.				
Juglans nigra L. . . .	Au. 04	Pouss. mal.	Malades.	Rés. part.
Carya alba Nutt. . . .	Au. 04	Morts.		
C. tomentosa Nutt. . . .	Au. 04	Morts.		
C. porcina Nutt. . . .	Au. 04	Morts.		
C. sulcata Nutt.	Au. 04	Malades.	Morts.	
C. olivaeformis Nutt. . .	Au. 04	Pouss. part.	Morts.	
Fagales.				
Ostrya carpinifolia Scop. .	Pr. 04		Rés. part.	Pouss. part.
Betula papyrifera Michx. .	Au. 02	Pouss. mal.	Malades.	Morts.
Alnus oregona Nutt. . .	Au. 02	Poussent.	Pouss. mal.	Morts.
A. cordifolia Ten. . . .	Au. 02	Pouss. mal.	Pouss. mal.	Pouss. mal.
— —	Pr. 04		Poussent.	Malades.
A. incana Willd. . . .	Au. 02	Pouss. bien.	Pouss. bien.	Pouss. bien.
— —	Pr. 04		Pouss. bien.	Pouss. bien.
Castanea vulgaris americana Michx.	Au. 02	Pouss. part.	Pouss. part.	Morts.
Quercus Phellos L. . . .	Au. 02	Morts.		
Q. macrocarpa Michx. . .	Au. 02	Pouss. part.	Malades.	Morts.
Q. lyrata Walter. . . .	Au. 02	Pouss. part.	Morts.	
Q. coccinea Wangh. . .	Au. 02	Pouss. part.	Malades.	Morts.

TABLEAU N (*suite*).

	DATE de plantation.	ÉTAT en août 1903.	ÉTAT en sept. 1904.	ÉTAT en sept. 1907.
Quercus Banisteri Michx.	Au. 02	Pouss. mal.	Morts.	
Q. palustris Dur. . . .	Au. 02	Pouss. mal.	Morts.	
Q. rubra L.	Au. 02	Pouss. mal.	Pouss. mal.	Rés. part.
Urticales.				
Broussonetia papyrifera Vent.	Au. 02	Poussent.	Pouss. mal.	Morts.
Ranales.				
Cercidiphyllum japonicum S. et Z.	Au. 02	Pouss. mal.	Morts.	
Rosales.				
Ribes nigrum L. . . .	Au. 02	Pouss. mal.	Malades.	Morts.
Liquidambar styraciflua L.	Au. 02	Pouss. mal.	Pouss. part.	Rés. part.
— — .	Pr. 04		Morts.	
Platanus orientalis L. . .	Au. 02	Malades.	Rés. part.	Rés. part.
P. occidentalis L. . . .	Au. 02	Malades.	Malades.	Rés. part.
Prunus serotina Ehrh. .	Pr. 04		Pouss. mal.	Rés. part.
Pirus (Sorbus) Aucuparia L.	Au. 02	Malades.	Rés. part.	Morts.
P. (S.) Aria Ehrh. . .	Au. 02	Pouss. part.	Malades.	Rés. part.
Gymnocladus canadensis Lam.	Au. 02	Poussent.	Pouss. mal.	Rés. part.
Gleditschia triacanthos L.	Au. 02	Poussent.	Pouss. mal.	Rés. part.
Sophora japonica L. . .	Au. 02	Pouss. part.	Morts.	
Robinia pseudo-Acacia L. .	Au. 02	Pouss. mal.	Morts.	

TABLEAU N (*suite*).

	DATE de plantation.	ÉTAT en août 1903.	ÉTAT en sept. 1904.	ÉTAT en sept. 1907.
Robinia pseudo-Acacia L.	Pr. 04		Pouss. mal.	Morts.
Amorpha fruticosa L.	Pr. 04		Poussent.	Poussent.
Cytisus scoparius Link	Au. 02	Rés. part.	Rés. part.	Rés. part.
Géraniales.				
Ptelea trifoliata L.	Pr. 04			Rés. part.
Ailanthus glandulosa Desf.	Au. 02	Poussent.	Pouss. mal.	
— — —	Pr. 04		Pouss. mal.	Rés. part.
Sapindales.				
Buxus sempervirens L.	Pr. 04	Pouss. mal.	Malades.	Morts.
Cotinus Coggygria Scop.	Au. 02	Pouss. mal.	Pouss. mal.	Rés. part.
— —	Pr. 04		Pouss. mal.	Morts.
Rhus Toxicodendron L.	Au. 02	Pouss. mal.	Pouss. mal.	Pouss. mal.
R. vernicifera D C.	Au. 02	Pouss. mal.	Pouss. mal.	Rés part.
R. radicans L.	Au. 02	Pouss. mal.	Pouss. mal.	Pouss. mal.
R. Coriaria L.	Au. 02	Pouss. mal.	Pouss. mal.	Rés. part.
—	Pr. 04		Pouss. mal.	Rés. part.
Acer rubrum L.	Pr. 04		Pouss. mal.	Rés. part.
A. dasycarpum Ehrh.	Au. 02	Poussent.	Malades.	Malades.
— —	Pr. 04		Poussent.	Rés. part.
A. macrophyllum Pursh.	Au. 04	Poussent.	Malades.	Rés. part.
— —	Pr. 04		Pouss. mal.	Rés. part.

TABLEAU N (*suite*).

	DATE de plantation.	ÉTAT en août 1903.	ÉTAT en sept. 1904	ÉTAT en sept. 1907.
Acer Negundo L. . . .	Au. 02	Poussent.	Poussent.	Poussent.
— —	Pr. 04		Poussent.	Poussent.
A. californicum C. Koch.	Au. 02	Poussent.	Poussent.	Poussent.
A. saccharinum Wangerh.	Au. 02	Poussent.	Malades.	Morts.
— — .	Pr. 04		Pouss. mal.	Rés. part.
A. pennsylvaticum L. . .	Au. 02	Pouss. mal.	Malades.	Malades.
— — . . .	Pr. 04		Malades.	Rés. part.
Éricales.				
Rhododendron ponticum L.	Au. 02	Morts.		
Diospyrales.				
Halesia tetraptera L. . .	Au. 02	Pouss. mal.	Morts.	Morts.
Contortales.				
Fraxinus Ornus L. . .	Au. 02	Poussent.	Pouss. mal.	Malades.
— — . . .	Pr. 04		Poussent.	Pouss. mal.
F. excelsior L.	Au. 02	Poussent.	Pouss. mal.	Rés. part.
F. americana L. . . .	Au. 02	Poussent.	Malades.	Rés. part.
— —	Pr. 04		Pouss. mal.	Rés. part.
F. nigra Marsh. . . .	Au. 2	Poussent.	Malades.	Rés. part.
— —	Pr. 04		Rés. part.	Rés. part.
F. pubescens Lam. . . .	Au. 02	Poussent.	Poussent.	Poussent.
F. oregona Nutt. . . .	Pr. 04		Pouss. mal.	Pouss. mal.

aussi beaucoup plus âpre. Toutefois, afin d'éliminer entièrement toutes les différences d'humidité, j'ai fait une autre expérience. Une mare fut creusée dans le Terrain expérimental pendant le printemps de 1902, et aussitôt après j'y ai introduit un très grand nombre d'espèces aquatiques et marécageuses, pour la plupart vivaces, provenant des dunes et des polders. Depuis ce moment, on n'y a plus jamais planté de nouvelles espèces, et l'on n'a pas non plus enlevé une seule plante : bref, on a laissé les espèces lutter librement pour la conquête de la nourriture.

Les colonnes B et F du tableau *K* (p. 322) donnent des analyses de l'eau de cette mare. Nous avons déjà vu (p. 321) que les plantes appauvrissent fortement l'eau en été.

Le tableau *O* résume les observations faites sur ces plantes. Outre les Phanérogames, qui sont seules renseignées dans le tableau, j'avais encore introduit dans la mare beaucoup d'Algues; parmi elles, il y en a trois qui ont acquis une prédominance très marquée : *Chara foetida*, *Ch. hispida* et *Ch. aspera*, toutes les trois provenant des dunes, forment sur le fond de la mare un tapis serré à travers lequel on n'aperçoit nulle part la terre. Les autres Algues seront traitées dans le travail de M^lle^ Wery.

On voit tout de suite que la plupart des espèces provenant de la dune se portent bien et soutiennent victorieusement la lutte contre les concurrents, tandis que celles des polders succombent bientôt ou restent souffreteuses. Voici quelques cas parmi les plus typiques.

Agrostis alba, *Juncus lamprocarpus*, *Mentha aquatica*, provenant des dunes, croissent avec vigueur et envahissent, de proche en proche, une grande étendue de la mare et de ses bords.

Il en est de même d'*Iris*, *Alisma* et *Rumex Hydrolapathum*, qui ont été apportés des polders. Ces espèces sont pourtant rares à l'état spontané dans les dunes.

Scirpus lacustris et *Phragmites communis*, provenant des polders, restent beaucoup plus petits que dans leur habitat primitif, mais ils réussissent néanmoins à fleurir.

Glyceria aquatica et *Scirpus maritimus* ne fleurissent guère; par contre, ils se propagent activement par les rhizomes et ils empiètent de plus en plus sur les emplacements de leurs voisins.

TABLEAU O.

Plantes aquatiques et marécageuses, mises en 1902 dans la mare du Terrain expérimental établi par le Jardin botanique de l'État, dans les dunes de Coxyde.

Vig. fleur. = La plante croît d'une façon vigoureuse, et elle produit des fleurs et des graines.
Vig. prop. = La plante est vigoureuse, mais elle ne fleurit guère et se propage par voie végétative.
Chêtif, fl. = La plante reste assez petite, mais elle produit des fleurs et des graines.
Chêtif, prop. = La plante reste assez petite, et elle ne fleurit pas, mais se propage par voie végétative.
Chêtif = La plante reste assez petite ; elle ne fleurit ni ne se propage.
Très chêtif = La plante est malade ou même mourante.

La colonne *Proven.* indique la provenance des individus plantés : dunes ou polders; cela ne signifie nullement que l'espèce habite exclusivement soit les dunes, soit les polders.

	Proven.	ÉTAT en 1904.	ÉTAT en 1905.	ÉTAT en 1906.	ÉTAT en 1907.
MONOCOTYLÉDONÉES.					
Pandanales.					
Typha angustifolia L.	Pold.	Mort.			
Sparganium ramosum Huds.	Pold.	Chétif, fl.	Chétif, fl.	Chétif, fl.	Chétif, fl.
Hélobiales.					
Potamogeton natans L.	Dun.	Chétif, prop.	Mort.		
P. pusillus L.	Pold.	Très chétif.	Mort.		
P. pectinatus L.	Pold.	Mort.			

TABLEAU O (*suite*).

	Proven.	ÉTAT en 1904.	ÉTAT en 1905.	ÉTAT en 1906.	ÉTAT en 1907.
Potamogeton densus L. . .	Pold.	Chétif, prop.	Très chétif.	Très chétif.	Très chétif.
Zannichellia palustris L. . .	Pold.	Mort.			
Elodea canadensis Rich . .	Pold.	Très chétif.	Très chétif.	Très chétif.	Très chétif.
Hydrocharis Morsus-Ranae L.	Pold.	Mort.			
Alismacées.					
Alisma Plantago L. . . .	Pold.	Chétif, fl.	Chétif, fl.	Chétif, fl.	Chétif, fl.
Echinodorus ranunculoides Engelm.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Glumiflorales.					
Agrostis alba L..	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Phragmites communis Trin. .	Pold.	Chétif, fl.	Chétif, fl.	Chétif, fl.	Chétif, fl.
Glyceria aquatica Wahlenb.	Pold.	Chétif, prop.	Chétif, prop.	Chétif, prop.	Chétif, prop.
Scirpus lacustris L. . . .	Pold.	Chétif, fl.	Chétif, fl.	Vig. fleur.	Chétif, fl.
S. maritimus L.	Pold.	Chétif, prop.	Chétif, prop.	Chétif, fl.	Chétif, prop.
Schoenus nigricans L. . . .	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Eleocharis palustris R. Br. .	Pold.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Carex arenaria L.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur	Vig. fleur.	Vig. fleur.
C. vulpina L.	Pold.	Chétif.	Chétif, fl.	Chétif.	Chétif, fl.
C. Goodenowii S. Gay . . .	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
C. flava L. var. *Oederi* . .	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
C. pseudo-Cyperus L. . . .	Pold.	Très chétif.	Chétif.	Mort.	

TABLEAU O (*suite*).

	Proven.	ÉTAT en 1904.	ÉTAT en 1905.	ÉTAT en 1906.	ÉTAT en 1907.
Carex riparia Curt. . . .	Pold.	Chétif.	Chétif.	Chétif.	Très chétif.
C. hirta L.	Dun.	Chétif, fl.	Chétif.	Chétif, prop.	Vig. prop.
Spathiflorales.					
Spirodela polyrrhiza Schleid.	Pold.	Mort.			
Lemna trisulca L.	Pold.	Chétif.	Chétif.	Chétif.	Chétif.
L. minor L.	Pold.	Mort.			
L. gibba L.	Pold.	Mort.			
Wolffia arrhiza Wimn. . .	Pold.	Mort.			
Liliiflorales.					
Juncus glaucus Ehrh.. . .	Pold.	Mort.			
J. lamprocarpus Ehrh. . .	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Iris pseudo-Acorus L.. . .	Pold.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Microspermales.					
Herminium Monorchis R. Br.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Epipactis palustris Crantz. .	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
DICOTYLÉDONÉES.					
Polygonales.					
Rumex Hydrolapathum Huds.	Pold.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Polygonum amphibium L. .	Pold.	Chétif, fl.	Chétif, fl.	Vig. fleur.	Chétif fl.
Centrospermales.					
Sagina nodosa Fenzl. . . .	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.

TABLEAU O (*suite*).

	Proven.	ÉTAT en 1904.	ÉTAT en 1905.	ÉTAT en 1906.	ÉTAT en 1907.
Ranales.					
Ceratophyllum demersum L. .	Pold.	Mort.			
Ranunculus aquatilis L. . .	Pold.	Chétif, prop.	Chétif, prop.	Chétif.	Chétif.
R. sceleratus L.	Pold.	Très chétif.	Mort.		
R. Flammula L.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Rhéadales.					
Nasturtium officinale R. Br. .	Pold.	Chétif, prop.	Chétif, prop.	Chétif.	Chétif, prop.
Rosales.					
Parnassia palustris L.. . .	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Géraniales.					
Linum catharticum L. . .	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Callitriche verna L.	Pold.	Mort.			
C. stagnalis Scop.	Pold.	Mort.			
Myrtiflorales.					
Lythrum Salicaria L.. . .	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Myriophyllum verticillatum L.	Pold.	Chétif, prop.	Chétif, prop.	Chétif.	Chétif, prop.
Hippuris vulgaris L. . . .	Pold.	Mort.			
Ombelliflorales.					
Hydrocotyle vulgaris L. . .	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Sium erectum Huds. . . .	Pold.	Très chétif.	Très chétif.	Mort.	

TABLEAU O (*suite*).

	Proven.	ÉTAT en 1904.	ÉTAT en 1905.	ÉTAT en 1906.	ÉTAT en 1907.
Œnanthe fistulosa L.	Pold.	Mort.			
Œ. Phellandrium L.	Pold.	Chétif, fl.	Mort.		
Primulales.					
Samolus Valerandi L.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Lysimachia Nummularia L.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
L. vulgaris L.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Contortales.					
Erythraea Centaurium L.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Tubiflorales.					
Myosotis lingulata Lehm	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Glecoma hederacea L.	Dun.	Vig. prop.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Brunella vulgaris L.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Mentha aquatica Don.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Solanum Dulcamara L	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Scrophularia aquatica L.	Pold.	Très chétif.	Mort.		
Plantaginales.					
Littorella uniflora L.	Dun.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.	Vig. fleur.
Campanulales.					
Eupatorium cannabinum	Dun.	Chétif, fl.	Très chétif.	Mort.	

Lemna trisulca, *Ranunculus aquatilis* et *Potamogeton densus*, très chétifs, ne se développent guère.

Hydrocharis, *Spirodela*, *Zannichellia*, *Hippuris*, etc., ont succombé dès la première année.

Il est difficile de ne pas voir dans ces résultats une influence directe de la pauvreté alimentaire des eaux de la dune : l'aspect des *Scirpus*, *Phragmites*, *Glyceria* dans la mare de Coxyde est exactement celui de ces mêmes espèces quand elles sont cultivées dans un Jardin botanique et qu'elles doivent végéter dans un bassin trop petit dont elles épuisent aussitôt les substances nutritives.

C. — *Le calcaire* (1).

Depuis longtemps les botanistes belges ont été frappés du grand nombre d'espèces qui sont communes aux dunes et à la région calcareuse de la Belgique et qui manquent ou sont rares dans les autres portions du pays. Déjà en 1864, Crépin attirait l'attention sur ce point, et citait un certain nombre d'espèces qui sont d'ordinaire réputées calcicoles et qui existent dans les dunes. Depuis cette époque, les recherches de la pléiade de botanistes herborisateurs que Crépin lui-même a guidés à travers notre pays, ont fait découvrir de nombreuses habitations nouvelles que Crépin ignorait en 1864, de sorte que la liste primitive peut être maintenant complétée dans une large mesure. Voici quelles seraient les plantes qui ne se rencontrent guère en Belgique que dans les dunes littorales et dans le district calcareux ainsi que dans la partie calcareuse du district jurassique.

Plantes calcicoles, dans les dunes.

Avena pubescens.
Koeleria cristata.
Anacamptis pyramidalis.
Herminium Monorchis.
Silene nutans.
Thalictrum minus.
Arabis hirsuta.
Alyssum calycinum.
Rubus caesius.
Rosa pimpinellifolia.

---

(1) Voir la carte 12, hors texte.

Plantes calcicoles, dans les dunes (*suite*).

Rosa rubiginosa.
Anthyllis Vulneraria.
Helianthemum Chamaecistus.
Viola hirta.
Cynoglossum officinale.
Lithospermum officinale.
Orobanche caryophyllacea.
O. purpurea.
Asperula cynanchica.
Cirsium acaule.

On voit qu'il y a d'assez nombreuses espèces de Phanérogames des dunes, qui sont généralement considérées comme recherchant le calcaire et qui sont surtout communes en Belgique dans les terrains franchement calcareux. Ajoutons qu'il y a aussi une Mousse, *Barbula inclinata*, donnée par BOULAY (*1886*, p. 21) comme calcicole, qui se trouve dans les dunes.

Il est intéressant de constater en même temps que diverses espèces connues comme calcifuges manquent dans les dunes, ou y sont très rares, alors que ces mêmes espèces se rencontrent, au moins en partie, dans les dunes formées de sable à Cardium, qui ne diffèrent guère des dunes littorales que par leur plus grande pauvreté en calcaire (voir tableaux *J* et *K*). Voici une liste de ces espèces calcifuges.

Plantes calcifuges, n'existant pas dans les dunes ou y étant rares.

Pteridium aquilinum (¹).
Nardus stricta.
Scleranthus perennis.
Drosera rotundifolia.
Genista anglica.
Cytisus scoparius.
Trifolium arvense.
Elodea palustris.
Vaccinium Myrtillus.
Calluna vulgaris.
Arnoseris minima.
Rhacomitrium canescens.
Sphagnum div. sp.

(¹) Cette Fougère ne craint peut-être pas autant le calcaire qu'on le croyait d'habitude. M. MASCLEF (*1892*) l'a observé sur du sable siliceux fortement imprégné de calcaire et même sur de la craie.

Pourtant, il n'est que juste de faire remarquer aussi qu'il y a pas mal de plantes réputées calcifuges et qui, en Belgique, sont beaucoup plus répandues sur les sols siliceux que sur les sols calcareux, qui habitent néanmoins les dunes et y sont fort prospères. Voici quelques-unes de ces plantes :

Plantes calcifuges, dans les dunes.

Aspidium Thelypteris.
Echinodorus ranunculoides.
Corynephorus canescens.
Salix repens.
Rumex Acetosella.
Brachythecium albicans.

Concluons. Il n'est pas douteux que les dunes contiennent une proportion notable de plantes calcicoles et qu'elles excluent plusieurs plantes pour lesquelles le calcaire est notoirement un poison. Quant aux quelques espèces calcifuges qui se rencontrent dans les dunes, il est permis de se demander si elles fuient vraiment le calcaire et si leur préférence pour le sable ne tient pas simplement à la mobilité plus grande de ses grains.

La question qui se pose maintenant est celle-ci : est-ce que ce sable des dunes contient vraiment une forte proportion de calcaire? Les coquilles amenées par le vent se dissolvent peu à peu et chargent les eaux de carbonate de calcium. Les analyses renseignées dans les tableaux *J* et *L* ne laissent aucun doute à cet égard.

D. — *Salinité des eaux.*

Nous avons déjà vu plus haut que l' « air marin » n'est pas aussi chargé de chlorure de sodium qu'on se l'imagine d'habitude. Le sel ne joue donc un rôle important que dans les stations qui sont directement baignées par l'eau de mer, c'est-à-dire sur la plage et sur les alluvions marines. D'ailleurs, les analyses d'eaux des dunes (tableau *L*) indiquent nettement que ces eaux sont pauvres en chlorure de sodium.

Je ne reviens ici sur ce point que pour indiquer que M. Kearney

(*1904*) arrive également à la conclusion que le terrain des dunes, en Amérique, ne contient guère de sel.

⁂

Passons maintenant en revue les associations des dunes littorales.

La *liste des associations* donne l'énumération complète des espèces qui habitent les diverses stations des dunes, tout au moins de celles que j'ai pu observer moi-même et dont je puis donc préciser l'habitat.

Comme la connaissance de l'appareil végétatif, surtout des organes souterrains, est souvent très importante pour comprendre l'adaptation de la plante aux conditions d'existence, j'ai renseigné les figures qui se trouvent dans les ouvrages de M. WARMING, *1891*; *1897, 1*; *1897, 2*; *1906*; M. RAUNKIAER, *1895-1899*; etc. Je cite ici, une fois pour toutes, les flores illustrées : celle de France par M. COSTE, celle de l'Amérique du Nord par MM. BRITTON ET BROWN.

IV. — LA PLAGE.

Elle s'étend en pente douce depuis le pied des dunes jusqu'à la limite extrême des plus basses marées. Son aspect est assez différent dans la partie occidentale (depuis la frontière française jusqu'à Lombardzyde) et dans la partie orientale (depuis Westende jusqu'à la frontière néerlandaise).

A l'W. la plage est beaucoup plus large, et l'apport incessant de sables par les courants (voir p. 371) fait que de petites dunes peuvent se créer à la base du bourrelet de monticules plus anciens (phot. 7 à 10).

Il y a donc ici une zone, ayant au maximum une dizaine de mètres de largeur, qui n'est pas atteinte par les fortes marées d'équinoxe et que les vagues ne balaient que lors des fortes tempêtes. Or, celles-ci sont exceptionnelles en été (voir tableaux *E* et *F* et fig. 18, p. 227); c'est pourquoi des Phanérogames peuvent s'installer dans la zone la plus élevée de la grève.

Cette flore est peu variée et ne comprend guère que les espèces suivantes : *Agropyrum junceum* (phot. 4 et 10; *fig.* dans Warming, *1891*, p. 162; Warming, *1906*, pp. 75, 76); *Atriplex laciniata*, *A. littoralis*, *Salsola Kali* (phot. 4 et 8), *Arenaria peploides* (phot, 6, *fig.* dans Warming, *1891*, p. 160; Warming, *1906*, p. 76); *Cakile maritima* (phot. 9, *fig.* dans Warming, *1906*, p. 157). Elles supportent impunément une immersion pas trop prolongée dans l'eau de mer; du reste, elles ont toutes, sauf *Agropyrum*, des feuilles charnues (voir fig. 22, A, F, p. 281).

Il peut sembler étrange que la majorité de ces plantes soient annuelles; il n'y a, en effet, qu'*Agropyrum* et *Arenaria* qui soient vivaces. Les espèces annuelles germent assez tard au printemps, après les grandes marées de l'équinoxe, et se développent rapidement dans un sable qui, en été, ne subit pas de remaniements bien profonds et qui reste toujours assez mouillé. Les deux espèces vivaces ont la faculté de monter et de descendre sans peine pour suivre les dénivellations du sable.

A l'E., les fortes marées viennent battre le pied des dunes, et il ne reste donc aucune station pour les Phanérogames de plage (phot. 13 et 14). Aussi n'y rencontre-t-on guère ces Phanérogames que dans les points où l'on a jeté du sable sur l'estran, et dans ceux où l'on a aplani et abaissé la rangée des dunes la plus proche de la plage. Dans cette partie de la côte, les stations habitées par les Phanérogames de la plage sont donc artificielles.

Entre La Panne et l'embouchure de l'Yser, la zone qui est soumise régulièrement aux fluctuations des marées est large d'environ un demi-kilomètre. Les seuls végétaux qui l'habitent sont les Diatomées et les quelques Flagellates qui colonisent les flaques laissées sur le sable à marée basse. Dans la partie orientale du littoral, où des courants violents viennent battre la côte et enlever le sable, on a été obligé de construire des épis perpendiculaires à la côte, qui arrêtent les courants et empêchent le ravinement de la plage; celle-ci n'y montre donc pas de flaques.

On voit qu'à tous les points de vue, la plage est plus intéressante à l'W. qu'à l'E.

V. — Les dunes mobiles.

L'estran, à peu près horizontal, n'offre pas grande prise au vent et sa surface reste assez stable, d'autant plus que les grains de sable sont quelque peu cimentés par le sel qu'abandonnent les vagues. Des plantes annuelles peuvent donc s'y développer sans trop de danger.

Sur les dunes bordant la plage, les conditions sont autres. Le sable, tout à fait mobile, est amoncelé en collines, souvent assez escarpées, dont les flancs tournés vers l'W. sont sans cesse affouillés par les tempêtes, tandis que la pente inverse reçoit le sable emporté de la face antérieure (phot. 25 et 26).

On ne peut pas s'attendre à ce que des dunes mouvantes portent une végétation bien variée. Les plantes trop petites sont naturellement exclues, puisque tout enfouissement un peu profond leur serait fatal. Aussi n'y a-t-il ni Bryophytes, ni lichens terrestres. Les Phanérogames annuelles ne peuvent pas davantage coloniser ce sol ingrat, car, même en été, le moindre coup de vent suffit à remanier la surface du terrain, et les plantes dépourvues de rhizomes profonds seraient ou déracinées ou ensevelies.

Les Champignons Hyménomycètes, malgré la vitesse avec laquelle se développe leur appareil aérien, sont également inaptes à coloniser cette station, car les matières organiques y font défaut. Pourtant *Inocybe fibrosa* parvient à exploiter les rares crottins laissés par les Lapins qui s'égarent sur un terrain où ils ne trouvent rien à brouter. On voit, en août et en septembre, le sable se crevasser çà et là en forme d'étoile, puis se soulever pour livrer passage au chapeau pâle du Champignon.

Il n'y a donc guère que des Phanérogames vivaces sur les dunes mobiles. Les espèces ne sont pas les mêmes en tous les points. Sur la rangée de monticules qui borde immédiatement l'estran, *Ammophila arenaria* (Oyat) règne en maître absolu (phot. 11, 12, 19 à 18). Personne ne peut lui disputer la place : les plantes de la plage, aussi bien que celles des dunes plus éloignées, sont incapables de vivre dans un sable qui est sans cesse menacé d'être emporté au loin, ou bien d'être enfoui sous un tourbillon de grains siliceux et de coquilles fraîchement enlevés à la plage. Sur ces monticules trop instables, l'Oyat ne fleurit presque jamais ; il pousse avec vigueur et donne sans cesse de nouvelles pousses garnies de fortes et longues feuilles, mais ces tiges ne réussissent que bien rarement à produire des inflorescences. En effet, celles-ci ne naissent sur les rameaux que la deuxième année de leur existence ; or, sur les dunes mouvantes, un rameau a peu de chance de se maintenir deux étés de suite au même niveau : tantôt, il a dû allonger ses entrenœuds, de façon à pousser les feuilles jusqu'à la surface du sable nouveau ; tantôt la terre a été creusée sous lui, et il a été obligé de développer des bourgeons situés plus bas (voir p. 277, et diagramme 7).

C'est seulement en des points exceptionnellement favorisés que les *Ammophila* donnent des fleurs (phot. 17, à gauche) ; ils produisent alors beaucoup de graines, et celles-ci ne sont jamais attaquées par *Claviceps purpurea*, comme elles le sont presque toujours sur les dunes les plus éloignées de la mer.

Derrière la ligne de monticules où l'Oyat existe seul, il y a des rangées où il est encore prépondérant, mais où il voisine pourtant avec d'autres espèces, particulièrement *Eryngium maritimum* (phot. 36 ; *fig.* dans WARMING, *1891*, p. 191) et *Euphorbia Paralias* (phot. 27).

Encore plus loin en arrière, près des premières pannes, de nouvelles espèces viennent s'adjoindre aux précédentes : *Solanum Dulcamara* (phot. 37), *Hippophaës rhamnoides* (phot. 37, *fig.* dans WARMING, *1891*, p. 176, 177), *Carex arenaria* (phot. 35 ; *fig.* dans WARMING, *1891*, p. 180, et *1897*, *1*, p. 80, et dans RAUNKIAER, 1895-*1899*, p. 466), *Calystegia Soldanella*, *Salix repens* (phot. 32 à 35, 38), etc.

Dans cette troisième zone, les Phanérogames ne sont plus les seules plantes : c'est là que se rencontre *Inocybe fibrosa*, ainsi que des lichens de petite taille, fixés sur les rameaux de *Salix repens* et aux nœuds des vieux rhizomes morts ou mourants d'*Ammophila : Xanthoria parietina*, *Parmelia physodes*, *Physcia stellaris*, *Lecidella parasema*.

Il serait difficile, sinon impossible, d'indiquer de quelle façon le

Champignon et les lichens se sont adaptés à vivre dans les dunes mobiles. Mais il n'en est pas de même des Phanérogames : leurs adaptations au sable sans cesse déplacé sont évidentes.

Toutes les espèces ont un appareil souterrain extraordinairement développé, qui leur permet de retenir le sable dans lequel elles sont installées; plusieurs d'entre elles ont aussi des poils radicaux persistants qui retiennent énergiquement les particules de terre (p. 273; voir dans Resvoll, p. 256, une figure de poils radicaux de *Festuca rubra*).

Grâce à des procédés qui ont été décrits antérieurement (p. 273), toutes ces plantes ont la faculté de se maintenir à la profondeur voulue, quelles que soient les vicissitudes du sable soumis aux efforts des tempêtes.

Tout concourt à faire de ces monticules de sable un terrain éminemment sec : la pluie filtre aussitôt vers la profondeur; le vent souffle avec violence; la lumière aveuglante est encore réverbérée par le sol brillant. Aussi faut-il absolument que les végétaux soient prémunis contre les effets fâcheux de la transpiration excessive : les Graminacées ont des feuilles qui s'enroulent et cachent leurs stomates dès que la sécheresse est menaçante (p. 294); il en est de même de *Carex arenaria* (*fig.* dans Warming, *1891*, p. 181); les feuilles d'*Eryngium*, et aussi d'ailleurs celles des Graminacées, ont soin de ne pas se présenter de face à la lumière (p. 299); les feuilles de *Salix* et de *Hippophaës* s'abritent sous un revêtement de poils (p. 293); enfin, toutes sont rigides et par ce procédé-là également réduisent la transpiration (p. 296); souvent elles ont un revêtement cireux (p. 296); trois des plantes de cette association ont des réserves d'eau dans leurs feuilles plus ou moins charnues : *Euphorbia Paralias*, *Calystegia Soldanella* et *Solanum Dulcamara* (*fig.* dans Warming, *1906*, p. 297).

L'épaisseur de la cuticule, la présence d'un matelas de poils et le développement d'une couche lignifiée sous l'épiderme (fig. 21, p. 280) n'ont pas seulement pour effet de ralentir l'évaporation; ces dispositifs interviennent encore puissamment pour défendre les organes aériens contre la mitraillade par les grains coupants de quartz et les débris de coquilles que les coups de vent projettent avec une extrême violence contre les feuilles. Il suffit de se promener dans les dunes pendant une tempête pour se rendre compte de l'effet que produisent les myriades de projectiles à arêtes vives quand ils sont lancés avec force contre la peau ; il y a des moments où la douleur est intolérable et où l'on doit, bon gré mal gré, soustraire ses mains à la mitraillade (MASSART, *1893*). Il n'y a donc rien d'étonnant à ce que les feuilles les moins bien protégées (*Solanum, Calystegia*, *Euphorbia*) portent toujours d'innombrables petites blessures.

Toutes les plantes des dunes instables ont encore ce caractère commun, de se propager très facilement par leurs organes souterrains ; tantôt ce sont de longs rhizomes, courant plus ou moins parallèlement à la surface du sable (*Ammophila*, *Elymus*, *Carex*, *Calystegia*, *Eryngium*), tantôt des racines traçantes qui drageonnent abondamment (*Salix*, *Hippophaës*) ; plus rarement des pousses naissent sur des racines verticales (*Euphorbia Paralias*).

⁂

Les façons dont les plantes des dunes mobiles évitent la mort par déchaussement ou par enfouissement (p. 273) rendent compte de l'aspect différent qu'ont des monticules de sable sur la face W., battue et creusée par les tempêtes, et sur la face E., où du sable se dépose (phot. 25).

Supposons une dune couverte à la fois de *Salix* et d'*Ammophila*. Rappelons-nous que *Salix* descend indéfiniment, puisqu'il drageonne sans peine, tandis qu'*Ammophila* ne peut pas s'abaisser au-dessous de son niveau primitif. Sur la face W., affouillée par les vents dominants, l'Oyat finira par mourir, tandis que le Saule se maintient ; au contraire, sur la face postérieure, les deux espèces peuvent coexister ; mais si le dépôt du sable est trop rapide, l'Oyat seul pourra le surmonter. Ajoutons que le développement dans du sable neuf et meuble est extrêmement favorable à la Graminacée, tandis que le sol trop compact, tel qu'il se trouve sur la face antérieure, dénudée, de la colline lui est funeste. Le résultat final sera que la pente W. portera surtout *Salix repens*, et la pente E. surtout *Ammophila*.

M. DE BRUYNE (*1904, 2*) admet que *Salix repens* est plutôt adapté aux vents humides, et *Ammophila* aux vents secs. Sans vouloir nier que les adaptations aux vents puissent intervenir dans la localisation de ces deux espèces, je crois néanmoins pouvoir admettre que les facteurs que j'invoque ici jouent le rôle essentiel.

⁂

Les dunes mobiles, telles que je viens de les décrire, n'existent pas sur toute la longueur de la côte belge. Elles sont disposées en plusieurs rangées dans la partie occidentale du littoral, où les courants marins apportent sans cesse du sable frais. Au contraire, dans la partie comprise entre Westende et le Zwyn, des dunes nouvelles ne prennent jamais naissance. Au contraire, ce sont des dunes anciennes, complètement fixées, qui bordent la plage (phot. 66). Dans toute cette région, l'association caractéristique des dunes mobiles n'existe pas; ou, si l'on veut, elle n'occupe que la pente qui descend vers la plage (phot. 13, 14). Ceci explique pourquoi *Euphorbia Paralias* ne dépasse pas Middelkerke (¹) vers l'E., si ce n'est à l'état de pieds isolés; cette plante est, en effet, inapte à se maintenir dans du sable tout à fait fixé lorsqu'elle y rencontre des compétiteurs.

VI. — LES DUNES FIXÉES.

Les dunes mobiles, dont il vient d'être question, confinent à des pannes plus ou moins larges, qui sont limitées du côté des polders par des dunes couvertes de végétation et à surface moins instable. Nous ne suivons pas l'ordre topographique, et nous étudions immédiatement les dunes fixées, puisque celles-ci existent partout

---

(¹) L'habitation de Middelkerke a été rasée pour la construction des villas. Actuellement c'est à Westende que se trouve le groupe le plus oriental de cette espèce.

(ce qui n'est pas le cas des pannes) et qu'en beaucoup d'endroits elles touchent pour ainsi dire à l'estran.

Dans les pannes tant soit peu étendues, il y a toujours des mamelons qui s'élèvent assez haut pour que l'eau du sous-sol ne les atteigne plus pendant l'été, et pour que leur végétation soit donc identique à celle des dunes plus grandes bordant les polders.

Il n'y a évidemment pas une démarcation absolue entre les dunes fixées et les dunes mobiles. Sur la dune la mieux fixée, à laquelle un revêtement continu de Mousses fait un écran des plus efficaces contre le vent, l'effondrement d'une simple galerie de Lapin suffit à exposer aux tempêtes du sable nu, et à leur permettre de bouleverser entièrement le monticule (phot. 45).

Il n'y a donc rien d'imprévu à ce que les espèces des dunes mobiles se retrouvent sur les dunes fixées : il faut pourtant en excepter *Euphorbia Paralias*, qui ne s'écarte jamais du voisinage de l'estran.

Sur ces collines immobilisées par la végétation, la sécheresse est naturellement aussi grande que sur les monticules mobiles, car au point de vue de la filtration de l'eau et de la capillarité, les conditions sont exactement les mêmes.

La xérophilie de la flore des dunes fixées se remarque tout autant, et peut-être mieux, dans les espèces de Mousses et de lichens — toutes réviviscentes — que dans les Phanérogames. Les Bryophytes et les lichens terrestres sont plus variés qu'on ne s'y attendrait pour un terrain aussi uniforme. J'ai déjà dit plus haut quelles sont les principales espèces (p. 272; p. 285; phot. 72, 75, 81, 82).

Le kjökkenmödding de La Panne (voir p. 187) porte quelques lichens curieux et assez inattendus.

Les uns vivent sur les coquilles (par exemple *Gyalolechia lactea*, *Sarcogyne pruinosa*, et *Verrucaria muralis* qui creuse les coquilles).

D'autres sont abondants entre les valves de *Cardium*, sur le sable plus ou moins complètement fixé par diverses Mousses (*Bryum argenteum*, *Ceratodon purpureus*, etc.); ce sont : *Collema tenax*, *Urceolaria scruposa*, etc.

Parmi les Champignons saprophytes, la plupart des espèces n'apparaissent qu'en automne; il n'y a guère que *Tylostoma*

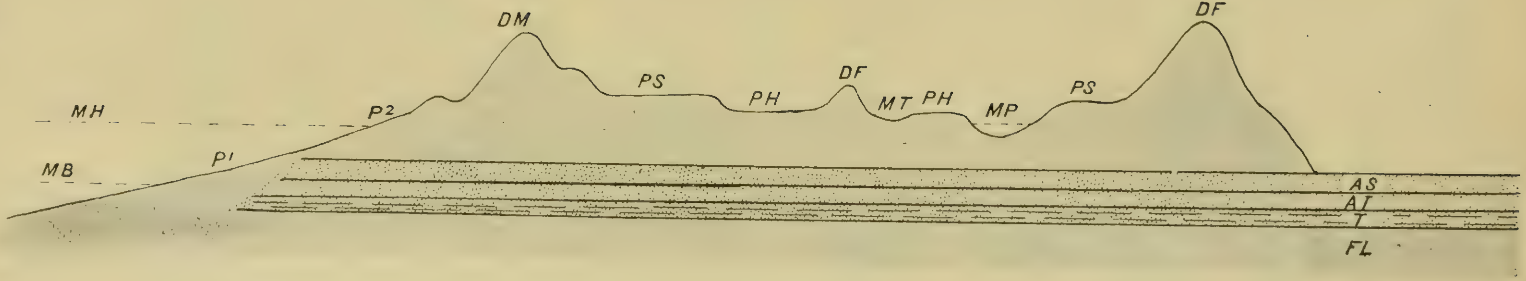


Fig. 23. — Coupe schématique à travers les dunes littorales.

MH = Niveau de la marée haute; *MB* = Niveau de la marée basse.
P^1 = Plage soumise aux fluctuations des marées; P^2 = Plage située au-dessus des hautes mers.
DM = Dunes mobiles; *DF* = Dunes fixées.
PS = Pannes sèches; *PH* = Pannes humides.
MT = Mares d'hiver; *MP* = Mares permanentes.
AS = Argile supérieure des polders; *AI* = Argile inférieure des polders; *T* = Tourbe.
FL = Sable flandrien.

mammosum qui soit abondant au printemps; aucun ne se montre en plein été lorsque le sable est sec.

Les Phanérogames qui vivent sur le sable immobilisé par les Mousses et les lichens ont un aspect notablement différent de celles des monticules mouvants. Ces dernières se rencontrent aussi, à la vérité, sur les dunes fixées; mais elles y sont l'exception. Ainsi, *Ammophila* reste chétif; il ne fleurit pas beaucoup, et, de plus, la plupart de ses caryopses sont attaqués par *Claviceps purpurea*. Cette Graminacée ne joue ici qu'un rôle tout à fait effacé, sauf, bien entendu, dans les endroits où du sable est accumulé par les vents qui ont affouillé ailleurs le flanc d'une colline.

Le premier fait qui frappe le botaniste, c'est que la flore des dunes stables contient une notable proportion d'espèces annuelles et bisannuelles, dont l'appareil souterrain est moins largement développé que celui des espèces vivaces, et qui manquent totalement aux dunes meubles. Citons parmi les bisannuelles : *Jasione montana* (phot. 75), *Erodium cicutarium* (phot. 71), *Anthyllis Vulneraria* (phot. 79 *a*), *Arabis hirsuta* (ces deux dernières parfois vivaces, voir p. 257), *Melilotus albus* et *Œnothera Lamarckiana* (tous deux introduits); parmi les annuelles : *Myosotis hispida*, *Phleum arenarium*, *Silene conica* (phot. 76), *Draba verna* (phot. 74), qui sont hivernales, et *Orobanche caryophyllacea* (phot. 78), et *O. ramosa*, qui sont estivales.

La forte prépondérance des espèces qui croissent pendant l'hiver est en relation, ainsi que nous l'avons déjà dit (p. 255), d'une part, avec la douceur des hivers, d'autre part, avec l'aridité des étés; parmi les plantes annuelles, il n'y a guère que les *Orobanche*, parasites et à surface transpiratoire réduite au minimum, qui puissent s'accommoder des dunes pendant l'été.

Beaucoup de Phanérogames, non seulement parmi les annuelles et les bisannuelles (phot. 71, 74, 75), mais aussi parmi les vivaces (*Taraxacum*, *Ranunculus bulbosus* [phot. 72], *Hieracium umbellatum* [phot. 81]) ont des feuilles étalées sur le sable en une rosette. C'est là encore une particularité qui ne se rencontre pas dans les dunes dont le sable se déplace trop aisément et où les feuilles risqueraient d'être bientôt enfouies.

Alors que les sables à surface sans cesse bouleversée ne peuvent être colonisés que par des plantes à organes souterrains profonds, et le plus souvent longuement traçants, les collines couvertes d'un écran de Mousses et de Lichens portent aussi de nombreuses espèces dont les rhizomes restent courts. De plus, les plantes des dunes mobiles ont toutes la faculté de produire des bourgeons sur les parties enterrées, soit les tiges, soit les racines (*Salix*, *Hippophaës*, *Euphorbia*, voir pp. 274, ss.). Sur les monticules plus stables, où les dangers de déchaussement sont moindres, vivent des plantes qui n'ont pas cette faculté, ou qui ne la manifestent que d'une façon exceptionnelle (par exemple *Taraxacum*); la plupart d'entre elles placent leurs bourgeons hivernants au niveau du sol ou immédiatement en dessous; en d'autres termes, ce sont des hémicryptophytes (voir p. 263), tandis que les espèces des dunes à surface changeante sont toutes, au moins potentiellement, des cryptophytes (p. 265).

Ces différences sont tout à fait manifestes, quand on compare les Graminacées des sables mobiles (*Elymus*, *Ammophila*, *Festuca rubra*) à celles qui ne quittent pas les dunes bien stables : *Festuca ovina* (*fig.* dans Resvoll, p. 256), *Corynephorus canescens* (*fig.* dans Warming, *1891*, pp. 186, 187), *Koeleria cristata ;* toutes celles-ci ont une souche courte et amènent leurs bourgeons hivernants au niveau du sol. Il en est de même de *Saponaria officinalis* (phot. 77), de *Thalictrum minus*, à rhizomes assez longs, et d'*Achillea Millefolium*, à rhizomes courts (*fig.* dans Resvoll, p. 278), etc. Les Compositacées liguliflores ont presque toutes une grosse racine pivotante surmontée d'un bourgeon qui se trouve également à fleur de terre : *Leontodon autumnale* et *L. hirtum*, *Hypochoeris radicata.*

Les plantes hémicryptophytes des dunes fixées présentent encore une autre particularité : toutes possèdent des bourgeons qui viennent d'en bas pour se disposer à la surface du sable, tandis que dans les pannes et dans les polders, il y a de nombreuses hémicryptophytes d'une autre sorte : leurs tiges traînent au-dessus du sol et elles donnent des racines qui, par leur contraction, attirent par terre, et même un peu en terre, les bourgeons portés par les rameaux radicants ou les stolons. C'est, sans doute, le danger d'être desséchées et rôties qui empêche les plantes de la dune de produire des stolons aériens ou des tiges couchées et s'enracinant aux nœuds : sur le sable brûlant (voir p. 219) les racines seraient inévitablement détruites. Il n'y a que *Hieracium Pilosella* qui appartienne à cette catégorie d'hémicryptophytes : ses stolons produisent de petites rosettes des feuilles qui s'étalent par terre, avant que les racines se forment, de telle sorte que ces dernières ne sont pas en contact avec du sable directement ensoleillé.

Il y a pourtant aussi des espèces dont les bourgeons sont situés, en tout ou en partie, dans la profondeur du sable : *Asparagus officinalis*, *Epipactis latifolia*, etc., avec une souche courte; *Galium verum*, *Convolvulus arvensis*, *Ononis repens*, *Viola tricolor* (*fig.* dans WARMING, *1877*, I, p. 81), etc., avec rhizomes plus ou moins allongés.

Il y a aussi, dans la même station, quelques chaméphytes, ayant leurs bourgeons hivernants dans l'air, mais près du sol : *Rosa pimpinellifolia* (aussi cryptophyte) avec des bourgeons protégés par des écailles; *Sedum acre* (*fig.* dans WARMING, *1897*, I, p. 82), *Thymus Serpyllum*, avec des bourgeons nus.

⁂

Une association est tout autant caractérisée par les espèces qui lui manquent que par celles qui la constituent. Ainsi, il est intéressant de constater que les dunes fixées, pas plus que les dunes mouvantes, ne portent de lianes d'aucune sorte. Les Convolvulacées y restent relativement courtes : *Calystegia Soldanella* ne grimpe jamais, *Convolvulus arvensis* (phot. 79*b*) ne devient presque jamais assez long pour s'enrouler autour des Oyats et des Saules rampants. Parmi les *Galium*, les dunes ne renferment que des espèces courtes : *G. verum* et *G. Mollugo*. Même *Solanum Dulcamara*, qui dans les roselières des polders devient quelque peu voluble et se hisse sur les tiges voisines (phot. 143), reste trapu dans les dunes et ne grimpe jamais (phot. 37). C'est, sans doute, le manque d'eau qui empêche l'allongement des tiges. Il est probable qu'il faut attribuer à la même cause, et aussi à l'échauffement excessif de la couche superficielle ainsi qu'à la lumière intense, l'absence d'Algues terrestres, telles que les *Pleurococcus* et les *Schizogonium*, et celle des Hépatiques et des Fougères.

⁂

Ce qui a été dit au sujet de la végétation différente des pentes W. et E. dans les dunes mobiles, trouve naturellement aussi son application ici, tout au moins pour les dunes qui sont plus ou moins entamées par les tempêtes.

Mais sur les dunes les plus stables, chaque versant a également sa flore un peu spéciale, dont la nature est, sans doute, en relation avec des climats locaux.

Ainsi, le versant S. des hautes dunes, surtout de celles qui sont voisines des polders, porte souvent des touffes de *Rubus caesius* qui s'étendent d'année en année vers les côtés et vers le bas, grâce à l'enracinement des sommets qui s'enterrent à l'automne. Il n'est pas impossible que les fortes chaleurs de l'été soient nécessaires à cette plante.

Les espèces annuelles hivernales sont localisées de préférence sur les faces W. et S.-W. des dunes, qui sont les plus chaudes en hiver. Voici pourquoi : pendant la majeure partie de l'automne et de l'hiver, le ciel est brumeux et des brouillards s'étendent sur tout le littoral. D'habitude le soleil ne se dégage que vers midi, de telle sorte que les collines sont plus longuement éclairées sur leurs faces W. et S.-W. que sur leur face S.

Il y a aussi des plantes qui sont assez indifférentes au degré de chaleur, mais qui sont directement dépendantes de l'humidité apportée par les pluies. Ce sont les Mousses. Celles-ci sont relativement rares sur les faces S. et E. qui sont trop sèches, et où les heures pendant lesquelles la croissance est possible sont décidément par trop exceptionnelles (voir p. 285). Elles abondent, au contraire, sur les faces W. et N., où l'évaporation est moindre et qui sont battues par les tempêtes pluvieuses.

C'est là qu'on rencontre, en même temps que *Tortula ruraliformis,* qui colonise aussi les faces S. et E., de larges plaques d'autres espèces : *Hypnum cupressiforme*, *Camptothecium lutescens*, *Thyidium abietinum* (phot. 72), etc.

VII. — Les pannes

(Voir fig. 23, p. 401.)

Les vallées qui s'étendent entre les rangées de hautes dunes ont des aspects très variables : tantôt elles sont peu profondes, et ne donnent pas asile à des espèces autres que celles des dunes voisines; tantôt, au contraire, leur fond se rapproche de la nappe aquifère, et leur sol, qui reste humide même au cœur de l'été, nourrit un grand nombre de plantes spéciales. Mais même dans le cas où la vallée reste trop loin de l'eau souterraine pour que des espèces nouvelles s'introduisent dans leur végétation, celle-ci prend des caractères très différents de celle de la dune fixée, et à plus forte raison de celle de la dune mouvante ; tandis que sur les dunes, les plantes constituent toujours une association (ou formation) ouverte, pour employer le terme adopté par Schimper (1898), c'est-à-dire que les plantes ne s'y touchent pas et que la terre reste nue, ou ne porte que des Mousses sur la plus grande partie de sa surface, — les pannes, mêmes sèches, possèdent une association fermée, où le sol, entièrement couvert de plantes, n'apparaît nulle part.

Il y a encore un autre contraste entre la physionomie de la panne et celle de la dune. Sur cette dernière, ce sont les Graminacées et le *Carex arenaria* qui tiennent le rôle principal : *Ammophila*, *Elymus*, *Carex*, sur les dunes mobiles; *Festuca rubra*, *Corynephorus*, *Ammophila*, *Carex*, sur les dunes fixées. Dans les pannes sèches, ces mêmes espèces existent encore; mais elles passent tout à fait à l'arrière-plan dans la physionomie générale de la station, et toute l'importance est accaparée par *Salix repens* et *Hippophaës*. Les *Salix* ne se présentent pas, comme sur les dunes, en touffes isolées ayant plus ou moins la forme d'une calotte de sphère (phot.

33 à 35). Dans le sol compact et dur de la panne, les racines s'étalent toutes à peu près horizontalement et elles drageonnent avec activité : il y a donc d'innombrables rameaux qui se dressent les uns à côté des autres, et qui font un tapis serré, haut d'une cinquantaine de centimètres au maximum, et couvrant tout le fond de la vallée (phot. 31, 43, 44). Dans les endroits humides, les Saules s'écartent parfois un peu et font place à des *Hippophaës;* le plus souvent ceux-ci constituent des fourrés denses, comme ceux des dunes (phot. 80); parfois ils sont plus isolés et comme piqués au milieu des petits Saules (voir phot. 3, dans MASSART, *1904*, *1*).

Comme les Graminacées et le *Carex* restent verts pendant la majeure partie de l'hiver, les dunes ont sensiblement le même aspect en toute saison. Par contre, la chute des feuilles de *Salix* et de *Hippophaës* fait que les pannes ont en hiver une teinte brun foncé donnée par l'écorce des buissons, teinte qui contraste singulièrement avec la coloration verte, grise ou argentée des feuillages pendant l'été.

Les pannes étendues et variées n'existent que dans la partie du littoral qui est comprise entre la frontière française et Westende. A l'Est de ce village, les dunes sont trop étroites et elles ne renferment nulle part de vallées assez larges et assez profondes pour mériter le nom de pannes. Celles-ci reparaissent, peu intéressantes d'ailleurs, du côté de Knocke.

Lorsqu'on descend du sommet d'une colline de sable vers le fond d'une vallée, on passe, par des transitions insensibles, depuis l'association essentiellement xérophyte de la dune jusqu'à la flore flottante et submergée des mares qui dorment dans le creux des pannes les plus profondes ; on se convainc alors aisément que toutes les différences entre les zones successives de végétation tiennent exclusivement au degré de sécheresse ou d'humidité du sable : plus le sable devient humide, plus la flore s'enrichit et se diversifie. La densité plus grande de la végétation dans les pannes entraîne une modification secondaire du sol : les restes des plantes sont notablement plus abondants dans les pannes que dans les dunes fixées et surtout dans les dunes mobiles, et le sable des pannes est donc plus chargé d'humus (voir tableau *K*, p. 314) ; grâce à ce fait, il est aussi plus riche en azote. Bref, à tous les points de vue le sol des pannes est plus favorable à la végétation que celui des collines, même de celles qui ne sont jamais entamées par les tempêtes.

Comme l'enrichissement du sol en humus et en azote est tout aussi graduel que l'augmentation de l'humidité, il n'y a donc pas moyen de délimiter exactement la panne vis-à-vis de la dune, pas plus qu'on ne pourrait tracer sur le terrain la ligne de démarcation entre les pannes sèches et les pannes humides.

A. — *Pannes sèches.*

L'association se compose des mêmes espèces que celles de la dune fixée; seulement les plantes sont plus serrées et elles font sur le sol un tapis continu. En outre, la proportion relative des individus de chaque espèce change. Ainsi *Ammophila* n'est plus représenté que par les quelques rares touffes qui ont rencontré du sable mouvant près d'un terrier de Lapin (phot. 45); ils y voisinent avec *Corynephorus* et *Festuca rubra*. D'autres Graminacées, qui sont relativement rares sur les dunes, prennent ici une prédominance marquée: telle est *Calamagrostis Epigeios* (phot. 46).

Parmi les autres plantes, qui sont rares sur les dunes, mais beaucoup plus répandues dans les pannes sèches, citons encore : *Thesium humifus* et les espèces sur les racines desquelles il vit en hémiparasite : *Galium verum*, *Ononis repens, Lotus corniculatus*, etc.; *Epipactis latifolia*, *Helianthemum Chamaecistus*, *Senecio Jacobaea*, *Climacium dendroides*, *Hypnum cupressiforme*, *Peltigera canina*, *Cladonia rangiformis*.

Les Champignons Autobasidiés sont plus abondants que partout ailleurs, ainsi que l'indique la liste des associations.

B. — *Pannes humides.*

C'est la station dont la flore présente la plus grande variété dans tout le district des dunes littorales. En Néerlande, où il n'y a pas d'associations comparables à celles des rochers calcaires qui bordent la Meuse et ses affluents, les botanistes considèrent que les pannes renferment une végétation plus riche que celle d'aucun autre point du territoire.

La remarquable diversité de la flore des vallées humides ne tient certes pas à la variété du terrain, car celui-ci est d'une uniformité parfaite : c'est partout le même sable, légèrement teinté d'humus, restant imprégné d'eau même pendant l'été, où les sels nutritifs sont peu abondants.

La flore est essentiellement celle des endroits marécageux : *Parnassia palustris* (phot. 50), *Epipactis palustris* (phot. 51), *Schoenus nigricans*, *Myosotis lingulata*, *Mentha aquatica* (phot. 50 et 52), *Lythrum Salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, etc. Les Bryophytes comprennent également quelques espèces liées aux lieux humides : *Trichostomum flavo-virens*, *Pellia epiphylla*, *Dilaena Lyellii*, etc. (¹). Parmi les lichens, il y a divers *Collema*. Les Champignons comptent aussi quelques espèces : *Hygrophorus conicus*, *Hebeloma crustuliniforme*. Enfin, les Schizophycées sont représentées par *Nostoc commune*, dont les thalles sont tantôt desséchés et fripés, collés au sol ou aux Mousses, tantôt gorgés d'eau et ressemblent alors à de grosses lames ondulées de caoutchouc translucide.

La présence de *Nostoc commune* nous montre que, même dans les pannes humides, les petits végétaux sont tenus à mener une vie xérophyte, qu'ils doivent être capables, par exemple, de se dessécher impunément pour revivre lors de la pluie. C'est, d'ailleurs, le cas de la plupart des lichens et des Bryophytes.

La flore phanérogamique toutefois, ainsi que je viens de le dire, est nettement marécageuse, et ce qui le montre, mieux peut-être que l'habitat de ces espèces dans les marécages des autres districts de la Belgique, c'est que beaucoup d'entre elles ont des feuilles assez grandes, pauvres en tissus mécaniques, et devant leur rigidité à leur turgescence : les Orchidacées, *Parnassia*, *Mentha aquatica*, *Lythrum Salicaria*, etc. La différence que présentent à ce point de

---

(¹) Cette dernière espèce, qui était abondante en 1898 dans diverses habitations, semble n'avoir pas survécu aux années sèches qui suivirent (voir p. 342).

vue les dunes et les pannes humides est surtout évidente quand on compare les feuilles des Graminacées : sur les endroit secs, les feuilles ne doivent leur solidité qu'à des cellules à parois épaissies (*Ammophila*, *Festuca rubra*, *F. ovina*, *Corynephorus*, etc. [fig. 21, p. 280]) ; dans les pannes humides, les feuilles sont souples, molles, étalées (*Arrhenatherum*, *Festuca elatior*, *Agrostis alba* [fig. 21, p. 280]).

⁂

Voici encore quelques particularités qui sont en relation avec la forte humidité du sol. Beaucoup de plantes herbacées ont uniquement des feuilles en été; telles sont non seulement des plantes annuelles, comme *Euphrasia officinalis*, *Gentiana Amarella*, mais aussi beaucoup de plantes vivaces : les Orchidacées, *Lysimachia vulgaris*, *Parnassia*, *Lythrum*.

Les plantes radicantes et stolonifères, si rares dans les dunes, sont assez bien représentées dans les fonds : *Hydrocotyle vulgaris* (phot. 52), *Mentha aquatica* (phot. 50, 52), *Myosotis lingulata*, *Lysimachia Nummularia*, *Anagallis tenella* (phot. 52), *Ranunculus Flammula* (phot. 52), etc. Il en est de même pour les lianes : les pannes renferment *Vicia Cracca*, *V. angustifolia*.

Tout ceci montre bien l'étroite relation qui unit la composition de la flore à la teneur du sol en eau. On est d'autant plus surpris de constater des faits qui sont en contradiction flagrante avec cette corrélation. Ainsi, comment expliquer que certaines plantes affectionnant partout les endroits secs, ne se rencontrent dans les dunes littorales que dans les pannes humides, comme *Erythraea Centaurium*, *Anacamptis pyramidalis* et *Herminium Monorchis* (phot. 51) ? Ces plantes seraient-elles indifférentes à l'humidité, ainsi que le sont *Carex arenaria*, *Ammophila* et *Solanum Dulcamara?* Ceux-ci habitent les dunes depuis les endroits les plus humides, souvent inondés en hiver, jusqu'aux sommets les plus secs et les plus tourmentés par les vents (phot. 37); en outre, *Solanum* est fréquent sur les bords de fossés et dans les étangs des polders (phot. 143).

Nous avons vu que lorsqu'on compare les plantes des dunes fixées à celles des dunes mobiles, les premières montrent une tendance à avoir des rhizomes assez courts et à devenir hémicryptophytes, alors que sur les dunes mobiles, les organes souterrains sont très développés et les bourgeons hivernants restent profonds. Dans les pannes cette même tendance se marque davantage : ici il y a encore une plus grande proportion de Phanérogames qui ont une souche cespiteuse ou des rhizomes à peine traçants, et dont les bourgeons hivernants sont situés à fleur de terre : *Lythrum*, *Parnassia*, *Molinia caerulea* (*fig.* dans Raunkiaer, *1895-1898*, p. 580), *Arrhenatherum elatius* (*fig. ibidem*, p. 585), *Phleum pratense* (*fig. ibidem*, p. 599), *Schoenus nigricans* (*fig. ibidem*, p. 419) *Liparis Loeselii* (*fig. ibidem*, p. 321), *Juncus lamprocarpus* (*fig. ibidem*, p. 395). Disons pourtant qu'il y a pas mal de végétaux cryptophytes, tels que *Epipactis palustris* (*fig. ibidem*, pp. 310, 311), *Listera ovata* (*fig. ibidem*, p. 314), *Anacamptis pyramidalis* (*fig. ibidem*, p. 329), les *Orchis* (*fig. ibidem*, pp. 329 à 342). Même les plantes à rhizomes allongés ne font pas complètement défaut : *Pyrola rotundifolia*, *Ononis repens*, *Herminium Monorchis* (*fig*, *ibidem*, p. 330). Toutefois, malgré ces exceptions, il n'en reste pas moins vrai que les plantes cespiteuses et hémicryptophytes sont plus nombreuses dans les pannes que sur la dune, ce qui est sans doute en rapport avec la compacité plus grande du sol des pannes (p. 264).

La grande proportion des plantes à mycorhizes doit probablement être attribuée à la richesse du sol en humus : Gentianacées, Orchidacées, *Pyrola*, *Polygala serpyllacea*.

⁂

Examinons à un autre point de vue la flore des pannes humides. Elle renferme plusieurs espèces qui existent aussi dans les polders, aux bords des fossés : *Arrhenatherum*, *Festuca elatior*, *Phleum pratense*, *Lythrum Salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, *Mentha aquatica*, etc. Dans les pannes les exemplaires sont petits, chétifs; dans les polders, hauts et vigoureux. Pour ne citer qu'un cas, *Mentha aquatica* atteint au maximum une quinzaine de centimètres de hauteur dans les pannes (phot. 50) et une cinquantaine de centimètres dans les polders (phot. 140). On ne peut évidemment pas incriminer la pénurie d'eau dans les pannes, mais uniquement les mauvaises qualités nutritives du sol, soit qu'on le considère comme trop pauvre, soit qu'on accepte les idées de Whitney (p. 303).

* * *

Les pannes les plus basses sont souvent inondées en hiver; mais l'eau n'y demeure pas aussi longuement que dans les creux un peu plus profonds que nous étudierons dans un autre paragraphe (mares d'hiver). Pourtant le séjour de l'eau, même irrégulier comme il l'est, influence nettement la composition de la flore : *Helianthemum, Ononis*, *Vicia Cracca*, etc., ne descendent pas aussi bas; par contre, *Ranunculus Flammula*, *Apium inundatum*, *Samolus Valerandi*, *Anagallis tenella*, *Hydrocotyle vulgaris* (¹), *Ophioglossum vulgatum*, *Hypnum polygamum*, *H. lycopodioides*, *Pellia epiphylla* ne sortent jamais de ces creux.

Dans ces cavités, qui sont souvent inondées jusqu'en juin et qui après cela restent encore saturées d'eau pendant longtemps, l'échauffement du sol est très lent. Aussi la végétation y est-elle fortement en retard. Au début de juin, les *Hippophaës* et les *Salix* n'ont souvent pas même commencé à déplier leurs bourgeons et leurs fleurs, alors que les pannes sèches du voisinage ont déjà leurs Saules en fruits et couverts de flocons blancs (phot. 31). Jamais les plantes de ces creux ne rattrappent leurs voisines; au mois de septembre on peut encore cueillir dans les fonds des fleurs d'*Epipactis palustris* et même de *Herminium*. Il y a pourtant des espèces, telles que *Parnassia*, qui ne fleurissent pas plus tard dans les pannes inondées que dans les pannes humides habituelles. C'est d'ailleurs une plante dont la date de floraison semble ne pas être sous la dépendance immédiate de la température : ainsi, dans les pâturages des Alpes, elle fleurit un mois plus tôt qu'en Belgique.

(¹) La photographie 52 représente la flore d'un endroit qui s'inonde en hiver.

VIII. — Les mares d'hiver.

Il y a naturellement toutes les transitions entre les pannes qui sont inondées pendant les hivers très humides et les fonds situés encore plus bas et que la nappe aquifère envahit tous les ans, sauf pendant les années exceptionnellement sèches (p. 341). Pourtant il y a un caractère qui différencie aussitôt les deux sortes de creux : dans les pannes les inondations sont en général trop rares et trop fugaces pour détruire la végétation habituelle, tandis que dans les mares d'hiver, le sol est nu sur la plus grande partie de son étendue (phot. 47, 48, 49; voir aussi les phot. 3 et 4 dans Massart, *1893*).

Rares sont les végétaux qui peuvent s'accommoder de conditions aussi fâcheuses : être inondés presque sans interruption certaines années; en d'autres, devoir vivre dans un sable dont les grains grossiers et non mélangés d'humus ne font guère remonter l'eau de la profondeur; souffrir de soif, après avoir étouffé dans l'eau : voilà le sort des habitants de ces mares hivernales. Aussi n'y a-t-il rien de surprenant à ce que très peu d'espèces aient réussi à les coloniser de façon durable.

Les milliers de jeunes plantes de *Salix repens*, dont les graines ont été apportées au printemps et ont germé aussitôt, meurent à l'automne dès que l'eau vient sourdre à la surface du sol; d'autre part les Algues, qui sont apportées par les Oiseaux aquatiques et qui se multiplient à l'excès pendant l'hiver, disparaissent lorsque les eaux rentrent dans le sable. Il n'y a guère que quatre espèces de Phanérogames qui se rencontrent dans les mares temporaires : *Agrostis alba* (¹), *Carex arenaria*, *Juncus lamprocarpus*, *Ammophila arenaria*.

La plus caractéristique de ces plantes est *Agrostis* (phot. 49; *fig.* dans Warming, *1906*, p. 167). Ses feuilles, beaucoup plus courtes

---

(¹) Cette espèce a été confondue avec *Atropis (Glyceria) maritima*, dans Massart, *1893*, photographies 3 et 4.

que dans les pannes humides, sont obliques ou même dressées; elles accumulent entre elles du sable, de telle façon que chaque plante détermine la formation d'une butte, analogue à celles de *Salix repens* (phot. 33, 34, 35), mais tout à fait minuscule et ayant au maximum une dizaine de centimètres de hauteur. De chaque mamelon rayonnent des rameaux radicants. Dès que l'eau surgit du sol, les racines de ces rameaux se détachent de terre; les tiges, encore en connexion avec la plante mère, flottent sur l'eau et s'y allongent fortement, donnant à chaque nœud quelques racines qui plongent dans le liquide, et une petite houppe de feuilles dressées. Plus tard, quand l'eau se retire, les longues tiges sont déposées sur le sable et s'y enracinent définitivement.

Carex arenaria (phot. 49, au milieu) est moins vigoureux que dans le sable meuble : ses rhizomes sont beaucoup moins longs et la plante fleurit rarement. Pourtant il ne semble pas que jamais le *Carex* souffre au point d'en mourir.

Juncus lamprocarpus est également moins florissant qu'ailleurs; ses tiges et ses feuilles restent courtes et la propagation végétative par des bourgeons nés sur les inflorescences (fig. dans *Raunkiaer, 1895-1899*, p. 395), qui est si rapide dans les pannes, est ici fort irrégulière. Pourtant la plante fleurit et donne des graines mûres. Je n'ai jamais vu dans les mares, les galles si caractéristiques produites par *Livia juncorum*, qui stérilisent les inflorescences.

Enfin, *Ammophila* (phot. 4, dans Massart, *1893*) n'habite que les petits monticules de sable neuf qui se forment au pourtour de la mare. Je ne pense pas qu'il fleurisse.

IX. — Les mares permanentes.

Elles sont toutes artificielles : les unes ont été creusées pour attirer les oiseaux aquatiques qui viennent s'y reposer pendant le passage et que les chasseurs abattent (phot. 54); les autres servent d'abreuvoir aux bestiaux qui paissent dans les prairies (phot. 55). Il y a aussi quelques fossés, servant de drainage, dont la flore est identique à celle des mares.

Les explications données antérieurement au sujet des végétaux qui ont été introduits dans la mare du Terrain expérimental (phot. 53 et p. 384), me dispensent de décrire longuement la flore des mares permanentes. Son caractère le plus frappant est d'être mal nourrie et chétive. Aussi les espèces qui la composent sont-elles en majeure partie celles qui habitent les étangs des districts flandrien et campinien plutôt que celles du district poldérien, adaptées à une eau plus riche en aliments.

La Mare des Kelders (phot. 55), servant d'abreuvoir, se distingue, à ce point de vue, de toutes les autres eaux des dunes : sa flore comprend plusieurs plantes exigeantes sous le rapport de la nourriture, notamment *Zannichellia palustris, Lemna minor*, *Ranunculus aquatilis*, etc. (voir la liste des associations). Il est probable que les excréments des bestiaux qui viennent boire à cette mare, enrichissent suffisamment l'eau pour lui permettre de donner asile à des plantes poldériennes. Je m'empresse d'ajouter que les analyses chimiques ne révèlent pas du tout que l'eau de la Mare des Kelders soit plus nutritive que celle de la Mare aux Canards (colonnes D et E du tableau *L*, p. 322); seulement les analyses ont été faites en août, à un moment où la végétation si abondante de la Mare des Kelders avait peut-être épuisé totalement les aliments disponibles.

X. — LES CULTURES (1).

On ne croirait pas, au premier abord, qu'il puisse être question de cultures dans un pays aussi stérile que les dunes littorales. Il est probable que dans les pays à population moins dense que la Belgique, personne n'essaierait de faire pousser des céréales et des légumes dans du sable presque pur, mais chez nous la lutte pour l'existence est tellement vive que les habitants s'efforcent de tirer parti de tous les sols, quels qu'ils soient. N'oublions pas qu'ils ont réussi, par un labeur opiniâtre qui se poursuit depuis de longs siècles à transformer les landes stériles de la Flandre en un jardin dont la fertilité prodigieuse soulève l'admiration des agriculteurs étrangers.

---

(1) On trouvera beaucoup de renseignements au sujet des exploitations agricoles dans la *Monographie agricole de la région des dunes.*

Dans la dune, pourtant, le résultat est loin d'être aussi favorable jusqu'ici. Les champs qui n'ont été installés que dans les pannes, sont morcelés à l'infini ([1]) : il est exceptionnel qu'une ferme exploite plus qu'un hectare de terrain. La culture ne suffit donc pas à nourrir les habitants, et ceux-ci sont forcés d'être en même temps que cultivateurs, pêcheurs côtiers ou bien manœuvres dans les villes balnéaires. Aussi la culture est-elle en grande partie abandonnée aux soins des femmes.

L'absence de bêtes bovines fait que le fumier de ferme manque. Le sol reste donc pauvre en humus et il ne retient guère les matières fertilisantes qu'on lui confie. Celles-ci consistent essentiellement en rebuts de la pêche : Étoiles de mer, Crabes, Crevettes trop petites et Poissons sans valeur, tout ce que le pêcheur ne peut pas vendre avec profit est jeté dans une fosse pour servir d'engrais lorsqu'on bêchera le champ. Un tel mode de fumure ne permet pas de cultiver autre chose que du Seigle et des Pommes de terre; tout au plus peut-on espérer obtenir, après le Seigle, une récolte fort maigre de Navets.

Aux environs immédiats d'Ostende, où l'on dispose des eaux d'égout et des boues de la ville, le terrain est plus copieusement fumé et l'on peut se risquer à faire de la culture maraîchère. Seulement, il ne s'agit pas là de champs établis dans des pannes : le terrain mis en culture est, ou bien des polders que le vent a recouverts d'une couche plus ou moins épaisse de sable, ou bien du sable à *Cardium*. Nous n'examinons ici que les vraies cultures des pannes, telles qu'on les voit à Knocke (phot. 63), à La Panne, à Coxyde et à Oostduinkerke (phot. 56 à 62).

Les difficultés à vaincre sont de divers ordres. D'abord, la stérilité initiale du terrain et l'impossibilité de lui conserver une fumure;

([1]) Les cartes 2 A et 4 C donnent une idée de la division de la terre dans les dunes de Coxyde et d'Oostduinkerke, et de Knocke.

nous venons d'en parler. En second lieu, la violence des vents : les habitants sont obligés de couvrir leurs cultures de branchages ou de les garnir de bouchons de paille, pour empêcher que les tempêtes n'emportent le sable au moment où l'on vient de retourner le champ (phot. 59 et 60, et p. 232). D'ailleurs le vent est menaçant en toute saison et les cultivateurs ont soin d'entourer chaque champ d'un brise-vents de Peupliers ou d'Aunes; le plus souvent ceux-ci sont cultivés en taillis (phot. 56, 57, 59, 62); plus rarement on les traite en têtards (phot. 62).

Une troisième cause d'insuccès consiste dans les inondations hivernales. Comme on ne peut mettre en culture que des pannes humides, il arrive fréquemment que les champs se couvrent d'eau en hiver. On a remédié à ce grave inconvénient en creusant entre les champs des rigoles de drainage qui vont déverser leurs eaux dans des fossés plus larges communiquant avec les fossés des polders, et enfin avec les rivières et les canaux.

⁂

La flore messicole des champs de Pommes de terre se compose exclusivement d'espèces annuelles estivales, puisque le labourage se fait au printemps. Elle est assez riche et comprend quelques espèces qu'on ne rencontre pas d'habitude dans les champs labourés, notamment *Brassica nigra*, qui atteint une hauteur de 2 mètres, et *Gnaphalium luteo-album*, très abondant.

Dans les champs de Seigle d'hiver, assez rarement cultivé par crainte des inondations toujours possibles, il y a quelques plantes annuelles qui lèvent avant l'hiver, par exemple *Euphrasia Odontites* (variété printanière). Le Seigle de printemps, qui se cultive sur des terres ayant déjà porté l'année précédente une récolte de Pommes de terre, a une flore messicole fort pauvre.

XI. — Les bosquets.

La surface boisée des dunes n'est que d'un petit nombre d'hectares; pourtant ces bois appartiennent à trois modes d'exploitation essentiellement différents : le taillis d'Aunes dans les pannes humides (phot. 64); la pineraie sur les dunes fixées (phot. 69 et 87 à 92); la futaie de Peupliers sur le versant continental des dunes fixées (phot. 83 à 86).

Les aunaies n'offrent rien de bien intéressant; elles ne datent d'ailleurs que d'une vingtaine d'années. Notons toutefois leur importance comme abri nocturne pour les Oiseaux des polders, qui y apportent des plantes à fruits charnus (p. 348).

Les pineraies se composent surtout de *Pinus sylvestris* (phot. 69 et 87 à 91); les plus anciens ont à présent une trentaine d'années (phot. 14 dans Massart, *1904*, *1*). A La Panne, il y a un petit peuplement de *Pinus Cembra*, ayant environ le même âge. Au Coq, on a essayé, avec succès, la plantation de *Pinus montana*. Il existe aussi quelques bois de *Pinus Pinaster;* à Knocke les essais ont été couronnés de succès, surtout sur les sommets des collines (phot. 13, dans Massart, *1904*, *1*); à Coxyde, ceux qu'on a mis sur les dunes sont très chétifs (phot. 92), tandis qu'ils viennent mieux dans les pannes (phot. 91).

Enfin, on a aussi planté çà et là, au milieu des autres *Pinus*, quelques exemplaires de *P. Laricio :* c'est certainement celui qui a le plus d'avenir (phot. 91), et dont la plantation mérite le plus d'être recommandée.

A côté des aunaies et des pineraies, tout à fait jeunes, les bosquets de Peupliers accrochés à la pente méridionale des dunes fixées, depuis Coxyde jusque près de la frontière française, ont un air ancien et vénérable (phot. 83 à 86). Ils représentent, en partie tout au moins, les restes des forêts qui ont été ensablées pendant le XVIIIe siècle (p. 370). Ils se composent de grands *Populus monilifera* auxquels sont mêlés quelques *Populus alba*, dont la cime est beaucoup plus asymétrique que celle des premiers (voir phot. 15, dans Massart, *1904*, *1*).

Sous la futaie, peu dense, il y a un taillis composé de *Populus alba*, *P. monilifera*, *P. Tremula*, *Prunus spinosa*, *Rosa pimpinellifolia*, etc.

Les herbes comprennent plusieurs espèces, qui sont les compagnes fidèles des haies et des buissons à l'intérieur du pays, et qui manquent ailleurs dans les dunes : *Ægopodium Podagraria*, *Lamium album.* La proximité des polders a permis l'introduction de plusieurs espèces de prairies et des digues : *Senecio erucaefolius. Pastinaca sativa*, *Arrhenatherum elatius*, *Urtica dioica*, etc. On y rencontre aussi des plantes qui viennent sans doute de plus loin : *Humulus Lupulus*, *Bryonia dioica*, *Lithospermum officinale*, *Monotropa Hypopitys*, etc.

Somme toute, ces bosquets ne renferment pas une vraie flore de sous-bois. *Carex remota*, *C. sylvatica*, *Lamium Galeobdolon*, *Ranunculus Ficaria*, *Polygonatum*, etc., voilà autant de plantes qui font défaut aux dunes boisées. (Voir aussi p. 359)

§ 2. — **District des alluvions marines** (1).

I. — LIMITES.

Aux embouchures des fleuves se déposent les sédiments vaseux apportés par les rivières. Ces couches se continuent directement avec celles qui forment l'argile des polders; la séparation entre le district des alluvions marines et le district poldérien est due uniquement à un phénomène artificiel : la construction de digues.

J'ai déjà indiqué précédemment où se rencontrent en Belgique les alluvions saumâtres (p. 203).

Du côté de la mer, la slikke est limitée par le niveau de la marée basse. Vers le haut, la slikke touche au schorre. Dans l'Yser, où il y a des vagues assez fortes, la séparation est tout à fait nette et indiquée par une marche haute de 0m30 à 0m80 (voir diagr. 8, B, et phot. 95 et 96). Lorsque l'eau de la marée s'étale simplement sans battre les couches d'argile, la slikke et le schorre se continuent sans démarcation appréciable; il en est ainsi au Zwyn et en beaucoup de points du Bas-Escaut.

Dans les bassins de chasse à Ostende, il n'y a pas à proprement parler de distinction entre slikke et schorre.

Ce dernier comprend tout l'espace qui n'est atteint par les vagues qu'aux fortes marées. Si les fleuves n'étaient pas pourvus d'écluses, il y aurait partout, vers l'amont des alluvions marines, une zone indécise établissant le passage aux alluvions fluviales. Ces conditions n'existent plus que dans l'Escaut (p. 203).

---

(1) Consulter les cartes 2 B, 3 A, 4 C.

Latéralement le schorre est limité soit par des digues, soit par des dunes.

Au pied des digues on voit sans peine la démarcation supérieure des alluvions marines : une ligne d'épaves amenées par les marées; d'un côté sont les espèces du schorre; de l'autre, les plantes banales de toutes les digues construites en argile (phot. 101).

Contre les dunes, la distinction est moins nette. Aussi bien au Zwyn que dans l'estuaire de l'Yser, le schorre voisin des dunes est couvert de sable et sa surface est loin d'être unie; les dunes elles-mêmes sont assez peu mamelonnées. Il y a donc une zone où les creux reçoivent de l'eau salée, au moins pendant les marées les plus fortes, mais où les petites éminences sont complètement à l'abri de l'inondation.

⁂

L'endroit le plus intéressant de la Belgique pour l'étude de la flore des alluvions marines est sans contredit la rive droite de l'estuaire de l'Yser, entre Nieuport et la mer (voir carte 2 B).

En face de l'Ancien Phare, le schorre, profondément découpé par des marigots, est bordé par une digue (diagr. 8, C, et phot. 101). Vers le bas, il présente un seuil abrupt par lequel on descend sur la slikke.

Un peu en aval, l'estuaire reçoit, par l'intermédiaire d'une éclusette, les eaux d'un fossé qui serpente dans l'ancien lit de l'Yser, mais qui ne sert plus maintenant qu'au drainage (voir fig. 12, p. 123). La crique par laquelle le fossé conflue avec l'Yser actuel, qu'on appelle la « crique de Lombartzyde », est particulièrement curieuse. Elle est représentée par les photographies 93, 99 et 100, ainsi que par le diagramme 8, A et B. Le fond de la crique est occupé par une slikke. A gauche se trouve le schorre dont nous venons de parler; a droite, un autre schorre qui se continue jusqu'à la plage. Alors que le premier porte une végétation élevée (phot. 100, 101, 103), celui qui se trouve à droite de la crique ne produit que des plantes basses (phot. 97, 98, 105, 106).

Si nous nous rapprochons encore un peu de la mer, nous constatons bientôt que la digue s'arrête : l'Yser s'est frayé ici un passage à travers les dunes, et ce sont elles qui limitent les alluvions. (Phot. 97, 108.)

Encore en aval, au voisinage de la passerelle indiquée sur la carte 2, B, le schorre, de plus en plus sableux, passe insensiblement à la plage; il ne porte plus ici que les végétaux d'estran : *Cakile*, *Agropyrum junceum*, *Salsola.*

II. — Les conditions d'existence.

A. — *Le sol.*

La terre dans laquelle vivent les plantes des alluvions marines, est presque partout de l'argile. Nous n'avons pas d'analyses directes de la constitution physique et chimique de cette argile, mais nous pouvons pourtant nous rendre assez bien compte de sa structure. Au point de vue physique, la terre a la même composition que les argiles poldériennes renseignées dans le tableau *I* (colonnes G à L). Dans le Zwyn, et près de la plage à Nieuport, l'argile est plus ou moins mélangée ou recouverte de sable.

Mais, si les analyses d'argiles des polders nous renseignent sur la nature physique de l'argile des slikkes et schorres, il n'en est certes pas de même pour la constitution chimique. Des terrains aussi souvent inondés par la mer, sont évidemment imprégnés de sels, et c'est la présence de ceux-ci qui va leur donner leur caractéristique.

B. — *Les marées.*

a) Hauteurs des marées.

Il est inutile d'entrer dans des considérations astronomiques et météorologiques. Tout le monde sait que les marées les plus fortes sont celles qui avoisinent l'équinoxe, mais que les tempêtes peuvent augmenter énormément leur hauteur.

TABLEAU P.

Hauteur des fortes marées à Nieuport pendant les années 1899 à 1907.

Les cotes sont rapportées au zéro (*z*) des cartes de l'état-major
(par exemple les cartes 2, 3, 4).

DATE	HEURE	COTE atteinte par la marée haute.	DIRECTION	INTENSITÉ
de la marée haute.			du vent.	
	H. Min			
1899 : 13 janvier. . .	0 45	5.48	W.	Tempête.
13 février. . .	1 25	5.31	S.-W.	Fort.
20 septembre. .	12 10	5.32	W.	Id.
1900 : 18 janvier. . .	14 05	5.23	N.-W.	Fort.
9 novembre. .	13 25	5.18	S.-W.	Faible.
22 décembre . .	0 20	5.16	W.	Id.
1901 : 28 janvier. . .	5 45	5.38	W.	Tempête.
29 octobre . .	12 35	5.13	S.	Faible.
28 novembre. .	13 15	5.88	N.-W.	Fort.
1902 : 26 janvier. . .	13 35	5 83	N.-W.	Fort.
25 mars . . .	13 20	5.18	W.	Id.
19 décembre . .	14 55	5.43	N.-W.	Faible.
1903 : 3 mars . . .	15 00	5 37	N.-W.	Fort.
14 avril . . .	1 25	5.31	N.-W.	Faible.
22 novembre. .	1 30	5.81	N.-W.	Fort.

TABLEAU P (*suite*).

DATE	HEURE	COTE atteinte par la marée haute.	DIRECTION	INTENSITÉ
de la marée haute.			du vent.	
	H. Min.			
1904 : 30 juillet . . .	14 11	5.29	S.	Faible.
12 septembre. .	13 30	5 33	N.-W.	Id.
8 novembre .	12 00	5 63	N.-N.-W.	Fort.
30 décembre . .	18 10	6.23	N.-W.	Tempête.
1905 : 7 janvier. . .	13 10	5.53	N.	Léger.
30 septembre. .	12 30	5.43	N.-W.	Fort.
27 novembre . .	12 15	5 33	W.-N.-W.	Faible.
1er décembre. .	15 45	5.43	S.-W.	Id.
1906 : 14 février . . .	15 40	5.38	S.-W.	Faible.
12 mars . . .	13 45	6.53	N.	Tempête.
1er décembre. .	12 25	5.33	N.-N.-W.	Fort.
1907 : 30 janvier. . .	13 00	5.63	N.	Fort.
14 mars . . .	12 00	5.63	N.	Id.

Le tableau *P*, qui m'a été communiqué par M. Maertens, ingénieur des Ponts et Chaussées à Nieuport, donne les plus grandes hauteurs de marées pendant les années 1899 à 1907. Le tableau *R* renseigne au sujet des hautes marées de Doel, dans l'Escaut maritime.

Pour apprécier à leur juste valeur l'importance de ces marées, il faut les comparer à la hauteur du schorre (diagramme 8, B, C), mettons-les aussi en regard de la hauteur atteinte par la marée au moment où a été faite la photographie 100 : d'après l'*Annuaire astronomique* pour 1907, elle s'élevait à 4 mètres (¹); la photographie 6 (pl. III), publiée par M^lle^ Wéry (*1908*), a été faite au moment où la marée avait une hauteur de 4^m48.

Ce qui est plus intéressant encore pour la géobotanique que la hauteur des marées, c'est la saison où elles se produisent : on voit par le tableau *P* que ce n'est jamais pendant la période de végétation très active : aucune marée dépassant 5^m80 n'a eu lieu après le 14 avril (en 1903), ni avant le 12 septembre (en 1904). Ajoutons encore que les marées assez fortes, qui surviennent entre avril et septembre, ne sont jamais accompagnées d'un vent violent : les eaux de la mer inondent donc tranquillement les schorres, sans exercer d'effet mécanique sur la végétation.

b) Action mécanique.

Mais si les vagues ne peuvent pas arracher ou briser les plantes, elles ont une action fort importante sur le sol lui-même. Près de la mer, elles apportent sur l'argile du sable et des coquillages, ainsi que nous l'avons vu à la page 421. Plus loin, l'eau dépose des couches argileuses qui se superposent horizontalement aux couches préexistantes. En même temps, elle ronge le bord du schorre et crée ainsi un seuil qui limite le schorre vis-à-vis de la slikke (phot. 95 et 96).

Sur le schorre même, l'eau s'accumule dans les légères concavités et se creuse de là des rigoles qui descendent vers la rivière.

Le schorre est donc sillonné en tous sens par des marigots tortueux (²) qui, à proprement parler, font partie de la slikke et dont

---

(¹) En réalité le vent avait soulevé l'eau un peu plus haut.

(²) Les photographies 99 et 100 montrent à gauche l'embouchure d'une de ces rigoles.

la végétation ressemble un peu à celle de cette dernière station (phot. 102, 102 A, 104).

Il y a encore sur les schorres un autre genre de creux. Ce sont des fosses plus ou moins larges et longues, souvent sinueuses et ramifiées, mais ne communiquant pas avec la rivière (phot. 98). Ces cavités sont dues, d'après M. Warming (*1904*, p. 43), à ce que des épaves, apportées par les flots, pourrissent sur l'herbe et la détruisent, ce qui met à nu l'argile et permet aux vagues de l'entamer. Presque toujours le fond de ces fosses est tapissé par une Schizophycée (*Microcoleus chthonoplastes*, phot. 103). Lorsque l'eau s'évapore pendant l'été, l'argile commence par se fendiller à cause de la diminution de volume que provoque sa dessiccation (p. 332). Ensuite, les filaments feutrés du *Microcoleus* entrent en scène. Comme ils se raccourcissent fortement en se desséchant, ils déterminent le détachement de la pellicule sur laquelle ils sont appliqués, et dont bientôt les bords se relèvent; finalement tout le fond de la fosse est occupé par des croûtes polygonales, fortement concaves et dont les bords sont comme ourlés (phot. 103).

Alors que les rigoles creusées par les eaux qui coulent à la surface du schorre sont permanentes, les fonds tapissés par *Microcoleus* se comblent bientôt, car les sédiments s'arrêtent de préférence entre les filaments serrés et gélatineux de la Schizophycée.

Pendant l'hiver les vagues ont encore un autre effet mécanique : elles emportent sur le schorre les glaçons formés sur place (phot. 55) et surtout ceux qui descendent d'amont, et les ballottent par dessus les végétaux. Ce raclage est tel qu'aucune plante du schorre ne garde en hiver d'organe dépassant de plus de 5 centimètres le niveau du sol. La plupart perdent complètement les organes aériens : *Plantago maritima*, *Triglochin maritima;* d'autres ont leurs feuilles ou leurs tiges tapies contre l'argile : *Atropis maritima*, *Statice Limonium;* la seule espèce qui possède en hiver des tiges assez longues et plus ou moins dressées (*Atriplex portulacoïdes*) habite la berge des marigots, en compagnie d'individus d'*Atropis* ayant aussi des rameaux relativement allongés (photographie 102).

Enfin, disons encore un mot d'un autre mode d'action des fortes marées d'hiver et de printemps. Elles empêchent, tout comme sur la plage (p. 394), l'existence des plantes annuelles d'hiver. Les *Salicornia*, *Suaeda*, etc., ne germent qu'en mai et ne fleurissent qu'en août et septembre. Les végétaux vivaces peuvent se remettre en végétation un peu plus tôt : *Armeria* et *Triglochin* fleurissent déjà en juin; toutefois, c'est en août seulement que la majorité des plantes des alluvions marines sont en fleurs.

c Salure de l'eau.

Ce qui est le plus frappant dans la composition de l'eau de mer, c'est la grande proportion de chlorures et de sulfates de sodium et de magnésium (tableau *L*, colonne O). Ces sels agissent de deux façons : par leur concentration et par leurs propriétés chimiques.

1. *Action physico-chimique.* — Dans une solution dont la pression osmotique est aussi forte que celle qui imprègne la slikke et le schorre, l'absorption radiculaire est naturellement fort difficile. Aussi la végétation des alluvions marines est-elle nettement xérophytique quoiqu'elle se trouve sur un sol imprégné de liquide.

Nous savons aussi que toute solution a une tension de vapeurs inférieure à celle du dissolvant seul. Les plantes des terrains salés, ayant un suc cellulaire fort concentré, transpirent donc avec une grande lenteur, ce qui leur est d'ailleurs fort avantageux, car sinon les sels accumulés dans les tissus rendraient bientôt la vie impossible. C'est sans doute la difficulté d'éliminer l'eau par transpiration qui détermine l'épaississement des feuilles de la plupart des plantes. Contentons-nous de renvoyer à ce qui a été dit à la page 290. La liste éthologique montre aussi que la plupart des espèces ont des feuilles charnues. L'influence des sels sur la production de tissus gorgés d'eau est bien connue, notamment depuis les expériences de M. Lesage (*1890*), et je crois inutile de m'y attarder.

Il est probable que la structure charnue des plantes qu'on arrose avec une solution de ClNa ne tient pas uniquement à l'abaissement de la tension de vapeurs du suc cellulaire. On sait, en effet, que, dans ces conditions, les stomates se ferment aussitôt (voir Stahl, *1894*, p. 134), ce qui ralentit la transpiration.

Bref, on voit que la concentration du milieu agit à la fois de diverses façons pour amoindrir le courant liquide qui traverse l'économie. Rappelons-nous maintenant que les sels nutritifs pénètrent dans la plante par le courant transpiratoire, et que toute entrave à celui-ci diminue du même coup la quantité d'aliments minéraux qui parviennent à l'organisme. Non seulement la nutrition par les racines est rendue difficile, mais aussi l'assimilation chlorophyllienne, puisque l'occlusion des fentes stomatiques empêche les échanges gazeux.

On le voit donc, les pauvres végétaux des alluvions marines sont à la fois assoiffés et affamés. Mais ce n'est pas tout. Nous n'avons examiné jusqu'ici que l'action physique de l'eau de mer. Celle-ci exerce encore une action chimique des plus néfastes.

2. *Action chimique.* — Des recherches expérimentales faites par M. O. Loew et résumées par lui dans un travail paru en *1903* (p. 49) montrent que les sels de magnésium, qui sont pourtant indispensables à tous les végétaux, deviennent bientôt toxiques lorsque leur proportion est trop élevée. Des considérations théoriques avaient amené l'auteur à supposer que le calcium et le magnésium sont antagonistes dans l'économie végétale, et que les sels de magnésium exercent leur action défavorable en déplaçant le calcium de ses combinaisons organiques. Déjà, en *1901*, le même auteur avait dirigé des expériences faites par M. May pour démontrer que le calcium est un antidote du magnésium et qu'une solution alimentaire trop riche en magnésium peut être beaucoup améliorée quand on y ajoute un excès de sel de calcium (May, *1901*, p. 375). Ces recherches ont été reprises, avec le même résultat, par MM. Kearney et Harter, en *1907*. Ceux-ci ont aussi mis en évidence la haute toxicité des sels de magnésium pour la plupart des plantes habituelles; le Maïs seul semble assez peu sensible pour ce poison. Un travail tout récent de M^lle^ Magowan (*1908*) conclut aussi à l'action nuisible du chlorure de magnésium.

Il ne faut donc pas s'étonner de ce que des plantes habituelles qu'on arrose d'eau de mer, succombent bientôt : *a*) elles ont beaucoup de peine à se procurer de l'eau, et n'y réussissent qu'en élevant beaucoup la concentration de leur sève; *b*) elles ont ensuite de la peine à transpirer, aussi bien à cause de la faible tension de vapeurs de leurs sucs qu'à cause de l'occlusion des stomates; *c*) elles ne se procurent pas en quantités suffisantes le phosphore et l'azote qui sont peu abondants dans l'eau de mer; *d*) leur assimilation est très difficile; *e*) enfin, le liquide qui baigne leurs racines est rendu toxique par le magnésium (¹).

Et pourtant la slikke et le schorre sont colonisés par des végétaux. Leur nombre est peu considérable d'ailleurs; en dehors des Schizophytes, des Flagellates et des Algues, il n'y a qu'une vingtaine de plantes sur les terrains salés de la Belgique. Comment réussissent-elles à vaincre les multiples actions défavorables qui semblent devoir exclure complètement les plantes terrestres? Tout ce qu'on sait, c'est qu'elles tiennent leurs stomates ouverts, malgré la concentration du milieu (Stahl, *1894*, p. 136). Espérons que sur les autres points, et en particulier sur la façon d'éviter l'empoisonnement par les sels de magnésium, les recherches entreprises par M. Oliver et ses collaborateurs feront bientôt la lumière. Ce botaniste vient de publier (*1907*, 2) un compte rendu rapide des observations et des expériences faites en 1904, 1905, 1906 et 1907, par lui et ses collaborateurs, — ils sont parfois au nombre d'une vingtaine, — sur la végétation halophytique de la Bouche d'Erquy, qui est l'embouchure de deux petites rivières dans le golfe de Saint-Brieuc (près de Saint-Malo), en France.

III. — La slikke.

La zone inférieure du district des alluvions marines, celle qui est inondée deux fois par jour, même par les marées de morte eau, est la plus pauvre en Phanérogames.

En fait d'Algues vertes, elle porte *Enteromorpha compressa*, des

---

(¹) Pourtant il faut signaler un travail de M. Coupin (*1898*), d'après lequel les plantes des terrains saumâtres pourraient supporter les sels de magnésium à des doses encore bien supérieures à celles qui existent dans l'eau de mer.

Cladophora et des *Œdogonium*. Les Diatomées y sont représentées par de nombreuses espèces. Comme Phanérogames, elle nourrit à Nieuport *Salicornia herbacea* et de rares *Suaeda maritima*. Dans le Bas-Escaut, elle est plus riche : à *Salicornia* s'ajoutent *Zostera nana* (*fig.* dans Warming, *1906*, p. 97), croissant en pieds isolés, et *Scirpus maritimus* (*fig.* dans Raunkiaer, *1895-1899*, pp. 447 à 449) qui forme de larges et denses touffes (phot. 94).

La slikke de l'Escaut maritime est énorme, comparée à celle de Nieuport ou du Zwyn. Près de Santvliet (voir carte 3, A), elle a environ 2 kilomètres de largeur; et en face, sur territoire néerlandais, elle a jusque 4 kilomètres (¹). Depuis que l'Escaut oriental a été barré (voir carte 1), l'envasement de la slikke de Santvliet est rapide : d'après les gens du pays, elle s'est exhaussée d'environ 1ᵐ50 dans ces trente dernières années, et une grande partie de sa surface (depuis Stoofgat jusqu'à la frontière) est déjà devenue un schorre plutôt qu'une slikke.

IV. — Le schorre.

Alors que la slikke ne porte que des touffes éparses de végétaux, le schorre est couvert d'un tapis continu. Aussi sert-il de pâturage, surtout pour les Anes, les Mulets (phot. 97) et les Moutons (phot. 107). Au mois de juin, on fait aussi du foin sur le schorre de Santvliet. C'est surtout aux femmes qu'incombe cette besogne; pour pouvoir plus facilement sauter par-dessus les rigoles, elles mettent des vêtements masculins. Le dessèchement du foin, composé principalement d'*Atropis* et *Aster*, est très difficile a cause de la salure de la sève.

La portion la plus variée du schorre est celle que nous avons désignée dans l'estuaire de l'Yser comme « schorre à végétation haute » (diagr. 8, A; phot. 100, 101). Le « schorre à végétation rase »

(¹) Cette slikke occupe l'emplacement de l'ancien polder de Saeftingen, qui est resté inondé depuis 1583-1585 (voir p. 196).

est beaucoup moins riche en espèces. Le schorre nous offre encore à considérer les bords des marigots qui le sillonnent, et les fosses sans communication avec le fleuve ou la mer.

A. — *Le schorre à végétation haute.*

Ici se rencontrent toutes les espèces des alluvions salées, sauf *Zostera nana*, qui est toujours étroitement localisée à la slikke. Chaque localité a naturellement ses particularités. Ainsi à Nieuport, il n'y a pas de *Scirpus maritimus* et *Artemisia* y est rare. Les bassins de chasse à Ostende sont assez pauvres : *Atriplex portulacoides*, par exemple, y fait défaut; leur flore est formée surtout de *Suaeda*, *Salicornia* et *Aster*. Dans le Zwyn, il y a de véritables prairies de *Statice Limonium* et d'*Artemisia*. A Santvliet, il y a *Spartina stricta* qui manque sur la côte; en revanche, *Triglochin*, *Plantago*, *Armeria*, *Statice*, manquent ou sont rares.

Dans cette station, toutes les plantes atteignent leur complet développement : elles fleurissent et fructifient d'une façon régulière.

Voici où l'on peut trouver de bonnes figures de plusieurs espèces.

Triglochin maritima : Warming, *1906*, p. 283. — Raunkiaer, *1895-1896*, p. 28.

Atropis maritima : Warming, *1896*, pp. 162, 163.

Glaux maritima : Warming, *1906*, pp. 73 et 289. — Engler und Prantl, IV, 1, p. 115. (Figure d'après Buchenau.)

Plantago maritima : Warming, *1906*, p. 284.

Aster Tripolium : Warming, *1906*, p. 282.

Artemisia maritima : Warming, *1906*, p. 281.

Ce qui est peut-être le plus caractéristique pour cette association, c'est l'absence de végétaux autres que les Phanérogames. Les Algues et les Schizophycées n'y résisteraient pas à la longue sécheresse qui dure pour ainsi dire tout l'été. Les Champignons, les Muscinées et les Ptéridophytes sont sans doute incapables de supporter le contact de l'eau salée. Ainsi les crottins de Lapins, de Moutons, de Mulets, etc., n'y montrent jamais le moindre

Champignon. Les Lichens n'habitent que les pilotis plantés dans le schorre, mais non touchés pas l'eau salée. Parmi les Hépatiques, je n'ai jamais rencontré en Belgique le *Petalophyllum Ralfsii*, qui est spécial aux terrains salés.

J'ai déjà dit plus haut (p. 351) que les animaux parasites y sont également fort rares. On peut en dire autant des Champignons parasites : il n'y a guère que *Plantago maritima* qui soit souvent attaqué (par *Erysiphe Cichoracearum*). Il semble bien que la salure de leurs sucs protège les plantes du schorre contre les attaques des Animaux et des Champignons.

B. — *Le schorre à végétation rase.*

Sur la grande plaine qui s'étend dans l'estuaire de l'Yser entre la crique de Lombartzyde et la plage, la végétation est remarquablement basse et pauvre en espèces ; elle est composée essentiellement d'*Atropis maritima*, *Glaux maritima*, *Armeria maritima*, *Salicornia* et *Suaeda*, auxquels s'ajoutent des individus isolés de *Spergularia media*, *Statice* et *Plantago*. Aucune de ces plantes ne dépasse 10 centimètres de hauteur. Aussi les *Atropis*, *Statice* et *Plantago* ne parviennent-ils jamais à fleurir. Mais le nombre des espèces est faible, autant celui des individus est considérable ; il y a peu de points de la Belgique où la végétation soit aussi serrée (phot. 97, 105, 106).

Toutes les plantes ont soit les feuilles (*Statice*, *Plantago*), soit les rameaux appliqués contre le sol. Rien n'est plus frappant que le contraste entre les *Salicornia* et *Suaeda* d'ici et les individus des mêmes espèces habitant la slikke, le schorre à végétation haute, les marigots et les fosses ; dans ces dernières stations, les plantes ont la tige et les rameaux dressés, le plus souvent en forme de candélabre (phot. 96, 102 *A*, 104) ; au contraire, sur le schorre à végétation courte, les *Salicornia* et les *Suaeda* sont courbés horizontalement tout contre le sol, et la tige, peu ramifiée, est couchée par terre (phot. 106). Il y a d'autres différences dans la coloration, le nombre et la disposition des branches, et aussi, chez *Suaeda*, dans la structure du calice fructifère. On trouvera la description de ces formes dans Du Mortier, *1869*, pp. 12 et 19 du tiré-à-part; plusieurs sont décrites et figurées dans Vanden Berghe (*1890*) et dans Warming, *1906*, p. 152, 153, 288.

Du Mortier a décrit toutes ces formes comme des espèces distinctes. M. Vanden Berghe est d'avis que chez *Salicornia* ce sont simplement des accommodats aux conditions d'existence. Entre ces deux extrêmes, toutes les opinions intermédiaires ont été tour à tour soutenues et attaquées. J'ai toujours eu l'impression que ce ne sont que des accommodats, notamment vis-à-vis de l'intensité de la lumière. Les individus qui sont en pleine lumière pendant tout l'été, couchent leurs tiges, à peu près de la même façon que les plantes à rosette étalent leurs feuilles (p. 271); au contraire, ceux qui sont ombragés au milieu d'autres herbes (sur le schorre à végétation haute), ainsi que ceux qui sont inondés périodiquement et qui sont ainsi soustraits à la lumière directe au soleil (sur la slikke, dans les marigots et les fosses), dressent leurs tiges (phot. 102 A, 104). En même temps que la lumière détermine des modifications dans la direction des rameaux, elle agit sur la teinte des tissus : les plantes qui sont violemment éclairées rougissent, les autres restent d'un beau vert. Tout récemment, M. Oliver (*1907*, 1) a publié le résultat de quelques recherches qui remettent le tout en question. Je crois donc inutile de discuter les observations et les interprétations antérieures, puisque nous pouvons espérer que les expériences instituées par M. Oliver et ses collaborateurs résoudront définitivement le problème.

En réalité, ce ne sont pas seulement *Salicornia* et *Suaeda* qui se modifient sur le schorre à végétation rase, mais aussi les autres espèces de la même station, ainsi qu'il a été dit plus haut (p. 431). Pourquoi toutes les espèces sont-elles courtes? Je l'ignore. Ce n'est certes pas à cause de la nature du sol, car nous allons voir dans un instant que les bords des marigots ont la même végétation dans les deux parties du schorre. Peut-être faut-il incriminer l'action des vagues.

Sur le schorre à flore courte, qui est situé entre la crique de Lombartzyde et la mer, les vagues roulent et déferlent violemment, en écrasant tout ce qui dépasse un peu trop le niveau du sol; elles agissent un peu à la façon du rouleau qu'on fait passer sur un champ labouré pour briser les mottes. Lorsque les vagues chassées par les tempêtes d'W., de S.-W. et de N.-W. arrivent à la crique de Lombartzyde, elles s'aplanissent dans l'eau profonde et s'éteignent : aussi sont-elles toutes petites quand elles atteignent la rive E. de la crique.

Je ne donne cette explication que comme hypothèse.

C. — *Les marigots.*

Les profondes rigoles qui se ramifient sur le schorre dans tous les sens et où la marée s'engage régulièrement deux fois par jour, sont une dépendance de la slikke plutôt que du schorre. Pourtant l'absence de courants violents permet l'établissement d'Algues et d'autres végétaux qui ne se trouvent pas sur la slikke.

Dans le fond même des marigots, il n'y a généralement que quelques Diatomées mélangées à la vase. Mais un peu plus haut, il y a souvent une riche végétation d'Algues vertes (*Cladophora*) qui poussent en tapis sur le sol et qui s'accrochent aussi aux feuilles et aux tiges d'*Atropis;* à marée basse, les filaments d'Algues restent tendus comme une toile d'Araignée entre les Graminacées (phot. 102 A et B, 104). Plus haut les Phanérogames prédominent : ce sont *Atropis*, *Atriplex portulacoides* et *Suaeda.* Nous arrivons maintenant au niveau des hautes mers de morte eau ; elle est marquée par *Atropis* et par les premiers *Aster Tripolium.* Jusqu'ici les *Atropis* restent stériles. Élevons-nous encore de quelques centimètres et nous sommes devant la végétation habituelle du schorre.

Quoique la hauteur totale des talus d'une rigole ne soit que d'environ un mètre, la succession des zones telle que nous venons de l'esquisser est tout à fait constante. Elle est la même dans le schorre à végétation haute (phot. 102) que dans le schorre à végétation rase (phot. 104).

D. — *Les fosses isolées.*

Elles offrent à la végétation des conditions assez particulières : elles ne communiquent pas avec la rivière, et ne reçoivent d'eau que lors des fortes marées recouvrant tout le schorre. Comme celles-ci sont exceptionnelles en été et n'ont lieu qu'une fois par mois (à la nouvelle ou à la pleine lune), l'eau, n'étant pas renouvelée, s'évapore peu à peu et se concentre.

Le dessèchement des fosses survient plus ou moins vite après la marée qui les a remplies, suivant leur profondeur. Certaines d'entre elles restent à sec pendant deux ou trois semaines : ce sont celles dont la vase se craquèle et se soulève sous l'influence de *Microcoleus chthonoplastes* (p. 425 et phot. 103). D'autres conservent de l'eau jusqu'à la prochaine marée (phot. 129); on y trouve souvent *Enteromorpha compressa*, et parfois *Ruppia maritima* (*fig.* dans Warming, *1906*, pp. 187 et 188; et dans Raunkiaer (*1895-1899*, pp. 111 et 114).

Ces dernières sont naturellement les plus riches : leurs habitants doivent, à la vérité, s'habituer à vivre dans un liquide notablement plus concentré que l'eau de mer, qui sera brusquement remplacé par de l'eau de mer normale lors de la marée, mais au moins ne sont-ils pas menacés d'être desséchés et de devoir passer à l'état de vie latente. Leur flore comprend notamment beaucoup de Thiobactéries : des *Beggiatoa* de grandes dimensions forment sur le fond un feutrage blanchâtre; ailleurs l'eau est tellement chargée de *Rhabdochromatium* et de *Chromatium* qu'elle en est toute rose.

Les fosses donnent aussi asile à des *Salicornia*. Ceux-ci sont dressés comme sur la slikke, mais moins vigoureux et souvent peu ramifiés. Ils sont d'ordinaire couverts d'innombrables *Hydrobia ulvae*, un Gastropode spécial aux eaux saumâtres. Pendant des excursions que j'ai faites à Nieuport, en août et septembre 1900, avec mon regretté maître Léo Errera, celui-ci avait émis l'hypothèse que, peut-être, ces Mollusques interviennent dans la pollination des *Salicornia*.

V. — LIMITE SUPÉRIEURE.

Nous avons déjà vu que de faibles différences de niveau influencent notablement la composition du tapis végétal du schorre (p. 358 et phot. 105). Il en est de même dans ses zones inférieures, au bord des rigoles (p. 433).

C'est surtout vers le haut, dans le voisinage des dunes et des digues, que le caractère de la flore subit une modification profonde, à tel point que certaines espèces ne se rencontrent que là. Dans la liste des associations, il y a une colonne particulière pour les plantes de la zone limitante. Dans la liste éthologique, ces espèces ne sont pas comprises dans le groupe B : *Plantes des schorres et des slikkes,* à moins qu'on ne les rencontre aussi sur le schorre proprement dit; elles sont placées soit dans le groupe A, lorsqu'elles se trouvent à la limite du schorre et de la dune, soit dans le groupe C, lorsqu'elles habitent la base des digues.

A. — *Limite entre le schorre et la digue.*

Tout en haut du schorre, dans les endroits qui sont encore inondés par les fortes marées, mais qui ne le sont que d'une façon assez exceptionnelle et pendant peu de temps, la flore change de caractère. Les *Triglochin*, *Statice*, *Spergularia* disparaissent, tandis que *Plantago*, *Aster* et *Artemisia* deviennent prépondérants et que de nouvelles espèces apparaissent : *Lepturus filiformis*, *Festuca rubra*, *Agropyrum pungens*, *Juncus Gerardi* (phot. 101.)

Un peu plus haut, le long de la ligne d'épaves laissées par les marées de printemps, *Agropyrum pungens* est tout à fait dominant. En automne, il forme un ourlet de hauts épis qui ondule au vent; après l'hiver, quand les feuilles de l'année précédente sont mortes, c'est un long tapis fauve étendu le long de la digue.

Au delà des *Agropyrum*, tout contre la digue, la plupart des plantes du schorre s'arrêtent; il n'y a guère que *Glaux* et *Aster* qui dépassent la laisse de marées; mais c'est ici la station de prédilection de quelques espèces qui ne descendent pas sur le schorre : *Bupleurum tenuissimum*, *Apium graveolens*, *Petroselinum segetum*.

A Nieuport, la base de la digue est faite en briques non maçonnées. Il y a entre elles quelques plantes spéciales : *Beta maritima*, *Matricaria inodora* var. *maritima*, auxquelles se joignent des espèces de l'estran : *Atriplex littoralis*, *A. laciniata*, *Cakile maritima*.

Dans la portion de la digue qui n'est jamais touchée par les marées de tempêtes, la végétation ne présente plus aucun caractère qui indique le voisinage des terrains salés.

B. — *Limite entre le schorre et la dune.*

Aussi bien que du côté de la digue, la flore se modifie quand on se rapproche des dunes. Le premier changement qu'on aperçoit est celui-ci : du sable se mélangeant à l'argile, la végétation est de moins en moins dense, et bientôt de la terre nue se montre entre les plantes. En même temps apparaissent *Juncus Gerardi*, et au Zwyn *J. maritimus* (phot. 100 A). Comme le schorre lui-même et la dune sont légèrement mamelonnés, la ligne où se déposent les épaves n'est pas une droite comme le long de la digue; elle est au contraire fort sinueuse, pénétrant au loin dans les petites dépressions, et revenant ensuite vers le schorre pour contourner les petites buttes de sable.

A cause de la grande perméabilité du sable, les eaux de pluie enlèvent rapidement et entraînent vers la profondeur les sels abandonnés par les marées. Le lavage est naturellement moins rapide dans les dépressions entre les petites dunes que sur les flancs de celles-ci. De plus, il règne une plus grande humidité dans les creux. Aussi, leur flore est-elle un peu différente de celle des buttes.

Voyons d'abord ces dernières. Sur la pente, en général fort peu accusée, on remarque nettement, même en l'absence de toute laisse de marée, jusqu'à quelle hauteur le sable est léché par l'eau salée : c'est la ligne jusqu'à laquelle descendent les *Cladonia*, *Tortula ruraliformis*, *Ceratodon purpureus* et les autres Mousses. On trouve çà et là, au-dessus de cette limite, des pieds isolés d'*Armeria*.

Quelques plantes de la dune se risquent un peu plus bas : *Agrostis alba*, *Plantago Coronopus*, *Agropyrum acutum*, même parfois *Carex arenaria ;* ces végétaux voisinent avec *Armeria*, *Atropis* et *Juncus Gerardi.*

Dans les fonds un peu humides, la flore est autre. Parfois elle est constituée par des fourrés très denses de *Juncus maritimus* ou de *Carex distans ;* chaune de ces deux espèces occupe le terrain d'une façon exclusive. Plus souvent il y a une végétation plus clairsemée, dans laquelle dominent les espèces de petite taille ; citons *Hypnum aduncum*, *Erythraea pulchella* et *Sagina maritima* qui sont spéciaux à cette station ; et *Sagina nodosa*, *Agrostis alba...* qui viennent des dunes voisines.

§ 3. — District des alluvions fluviales (¹).

Les alluvions fluviales constituent un district géobotanique presque complètement ignoré et qui est confondu par les botanistes belges avec les districts voisins. Ainsi Crépin, à propos de la distribution de *Scirpus triqueter*, la plante la plus caractéristique de ce district, dit qu'elle se rencontre en « Campine-Maritime » ; pour *Brassica nigra*, il dit « Maritime (remonte la Durme jusqu'à Lokeren) ». On comprend d'ailleurs qu'on ne se soit pas beaucoup occupé d'un district qui s'allonge parallèlement à l'Escaut et à ses affluents, sans avoir jamais une largeur supérieure à une fraction de kilomètre, et dont l'accès est toujours assez difficile, — car il faut marcher sur les digues, ce qui est long et monotone.

J'ai eu la chance de pouvoir utiliser, en 1904 et 1907, un yacht automobile, l'*Oyouki* (phot. 185), appartenant à mon collègue, M. le notaire Édouard Van Halteren, professeur à l'Université de

---

(¹) Voir cartes 3 C et 4 A.

Bruxelles, à qui je suis heureux de pouvoir présenter mes remercîments les plus cordiaux. Grâce à lui, j'ai pu visiter toutes les rivières à marées de la Belgique. Comme je logeais à bord, je m'arrêtais où je voulais, aux meilleurs endroits, glissant devant ceux qui ne valaient pas la peine d'être étudiés en détail. Ce même yacht m'a aussi promené à travers les canaux et les rivières de la Flandre occidentale : Yser, canal de Plasschendaele, canaux de Moerdijk et de Ghistelles, canal de Loo.

I. — LIMITES ET CONDITIONS D'EXISTENCE.

Les alluvions fluviales sont comprises entre le niveau de la marée basse et la digue qui défend contre les inondations les polders fluviaux.

Cette limite est tout aussi artificielle que celle des alluvions marines (p. 419).

A. — *Les marées.*

Les alluvions fluviales remontent le long de l'Escaut et de ses affluents aussi haut que les marées. Celles-ci sont parfois arrêtées artificiellement, elles aussi, par des écluses ou des barrages ; dans quelques rivières, la marée se propage sans obstacles ; d'autres rivières encore ont été approfondies et canalisées sur tout leur parcours, et, grâce à cette transformation, la marée y a accès plus loin que ce ne serait le cas si elles avaient conservé leur section primitive.

Le tableau Q indique jusqu'où remonte la marée dans les diverses rivières et à quelle distance ces points se trouvent de la mer ; cette distance est calculée le long du thalweg. Les renseignements sont extraits en grande partie de *Voies navigables de la Belgique*, *1880*, et de STESSELS (*1872*). On voit par ce tableau que la carte 1 (hors texte) est inexacte en ce qui concerne le Moervaert et ses affluents canalisés (Zuidleede, canal de Stekene et de Langeleede) : la marée y pénètre, quoique légèrement.

Dans ce tableau, je ne tiens pas compte de la Dendre, qui est barrée précisément à son confluent avec l'Escaut. Je n'indique pas non plus la Nèthe, formée de la réunion de la Grande-Nèthe et de la Petite-Nèthe, — la Rupel, formé de la réunion de la Nèthe et de la Dyle — et la Durme, formée de la réunion du Moervaert et de la Zuidleede.

TABLEAU Q.

	POINT OÙ S'ARRÊTE LA MARÉE.	DISTANCE DE LA MER le long du thalweg (en kilomètres).
Rivières barrées :		
Escaut	Gand.	168
Benedenvliet (petit affluent de droite de l'Escaut).	Schelle.	89
Moervaert	Roodenhuize (canal de Terneuzen).	46
Rivières canalisées sur tout leur parcours :		
Zuidleede (voir phot. 113).	Au bout.	140
Canal de Stekene . . .	Id.	137
Langeleede	Id.	149
Rivières non barrées ni canalisées :		
Grande-Nèthe	Gestel [1].	123
Dyle	Muysen.	114
Senne	Eppeghem.	116
Eykenvliet ou Vliet (voir phot. 128 et carte 4, A, dans l'angle S.E.) . .	Puers.	97

---

[1] Les marées ordinaires remontent jusqu'à Gestel. Jusqu'où les marées d'équinoxe ?

Les dénivellations dues aux marées sont naturellement moins fortes dans la partie supérieure du cours de l'Escaut qu'aux environs d'Anvers. Comme l'onde marée se propage difficilement dans les rivières étroites, elle s'y arrête plus bas que dans un

TABLEAU R.

Constantes de la marée.

D'après Stessels (*1872*, p. 263).

LIEUX DES OBSERVATIONS.	Distance le long du thalweg.	MOYENNE des retards sur l'heure du passage de la lune au méridien.		Cote du niveau moyen au-dessus du zéro des cartes (¹).	Demi-amplitude moyenne.	Demi-amplitude aux zyzygies.	Niveau de la marée haute, aux zyzygies (²).
		Marée haute.	Marée basse.				
	Kilom.	h. m.	h. m.	Mètres	Mètres.	Mètres.	Mètres.
Flessingue . . .	0	0 39	7 06	1.82	1.815	2.07	3.89
Doel (voir carte 3, A)	59.6	3 01	9 35	2.19	2.160	2.36	4 55
Sainte-Marie . . .	67.7	3 11	9 56	2.26	2.155	2.36	4 64
Anvers	75.2	3 29	10 15	2.44	2.120	2.31	4.75
Hemixem	87.3	3 58	10 34	2.52	2.115	2 39	4.91
Schelle (Rupel) . .	89.2	4 12	11 06	2.63	2.025	2.18	4 81
Tamise	96.3	4 13	11 31	2.73	1.990	2.13	4.84
Termonde	118.9	5 18	12 56	3.24	1.370	1.45	4.69
Wetteren	147.2	7 01	15 19	3.57	0.650	0 72	4.29
Gand	168.4	8 21	16 35	4.17	0.515	0.61	4.78

(¹) Dans le tableau de Stessels, la cote est donnée relativement au zéro d'Ostende, qui est de 17 centimètres plus bas que le zéro des cartes.

(²) Cette colonne n'existe pas dans le tableau de Stessels.

fleuve. Ainsi, dans le Moervaert, la demi-amplitude moyenne n'est que d'environ 0^m50, c'est-à-dire la même qu'à Gand, quoique la distance du Moervaert à la mer soit moindre d'environ 30 kilomètres

Le tableau *R* donne, outre les renseignements relatifs à l'amplitude des marées, ceux qui sont relatifs à la durée du jusant. A Flessingue, la marée descend pendant environ six heures trente minutes, elle monte donc pendant six heures, puisque aux zyzygies deux hautes mers successives sont distantes d'environ douze heures trente minutes. A Doel, le jusant a aussi une durée d'environ six heures trente minutes. A Anvers, il dure six heures quarante-six minutes; puis, à mesure qu'on se drige vers l'amont, la durée de la marée descendante l'emporte de plus en plus sur celle de la marée montante, si bien qu'à Gand la marée descend pendant huit heures et un quart et monte pendant quatre heures et un quart.

Voici, d'après M. PETIT (*1883*, p. 373), la durée moyenne du flot et sa vitesse par minute, en quelques points de l'Escaut :

TABLEAU S.

A Lillo,	la durée moyenne	du flot est de	5^h45	et sa vitesse de	39^m30.
A Calloo,	»	»	5^h30	»	38^m00.
A Anvers,	»	»	5^h45	»	45^m00.
A Hemixem,	»	»	5^h35	»	44^m00.
A Tamise,	»	»	5^h30	»	44^m00.
A Saint-Amand,	»	»	5^h15	»	39^m00.
A Termonde,	»	»	4^h45	»	34^m00.

⁂

Les constantes des marées données par le tableau *R* sont des nombres moyens, c'est-à-dire théoriques. M. ROCHET (*1894*, p. 113) donne des nombres observés. Ils se rapportent à une marée basse et à une marée haute successives du 8 au 9 septembre 1892.

Plus intéressantes pour nous sont les hauteurs atteintes par la marée du 12 mars 1906, qui a emporté un grand nombre de digues dans le bassin de l'Escaut, notamment la digue du polder « Den Esch » (phot. 130 à 132).

MM. GELLENS, VAN BRABANDT, MELOTTE, WEYTS et PIERROT publient sur cette marée un rapport collectif qui paraît dans les *Annales des travaux publics*, en *1908*. Grâce à M. DUFOURNY, j'ai obtenu communication des épreuves de ce rapport avant sa publication; j'en extrais divers renseignements fort intéressants, notamment le tableau *T*, qui indique la cote atteinte par la marée (¹), l'heure (de Greenwich) du maximum, et aussi, pour la comparaison, les cotes de haute et de basse marée moyennes aux mêmes points.

Les observations ont été faites aux postes marégraphiques. Rappelons que sur le littoral, la marée du 12 mars 1906 a été également extraordinaire (tableau *P*, pp. 422, 423).

⁂

La propagation de la marée jusqu'à de si grandes distances de la mer (Gand est à 168 kilomètres de la mer et les marées de zyzygies y sont normalement de plus de 1 mètre) tient naturellement au défaut d'inclinaison du thalweg des rivières. Ainsi, d'après STESSELS, *1865*, la différence du niveau du Rupel à la mer n'est que d'environ $0^m,40$. D'après HOUZEAU, la pente de Gand à Termonde n'est que de $0^m,05$ par kilomètre; de Termonde à Anvers elle est de $0^m,03$.

Les marées déterminent dans l'Escaut et ses affluents des courants qui vont alternativement dans les deux sens : vers l'aval, au jusant; vers l'amont, au flot. Il en résulte qu'un objet inerte emporté par le courant descendra pendant le jusant, puis remontera jusqu'à une certaine distance du point d'origine, puis descendra de nouveau, et ainsi de suite. D'après M PETIT (*1883*, p. 381), un flotteur met quatre-vingt-sept heures et demie pour descendre

---

(¹) La planche II du *Rapport* représente ces hauteurs en un graphique. Les planches III et IV portent des courbes marégraphiques; celles-ci permettent de suivre les modifications qu'a subies l'onde marée.

TABLEAU T.

		MARÉE HAUTE du 12 mars 1906.		COTE de marée moyenne.	
		Cote.	Heure.	Haute.	Basse.
Escaut	Flessingue	6.25	15.10	4.05	0.37
	Terneuzen	6.60	15.50	4.18	0.25
	Lillo	7.36	16.20	4.70	0.28
	Fort Philippe	7.35	16.30	4.72	0.33
	Anvers (Kattendijk)	7.15	16.55	4.76	0.37
	Anvers (quai St-Michel)	7.12	17.10	4.76	0.38
	Hemixem	7.01	17.03	4.75	0.49
	Tolhuis	7.03	17.11	4.67	0.40
	Tamise	6.85	17.22	4.63	0.43
	Baesrode	6.70	17.55	4.49	1.11
	Termonde	6.17	18.15	4.38	1.61
	Schoonaerde	5.40	18.15	4.19	1.91
	Wetteren	4.97	20.09	3.28	2.27
	Melle	5.09	19.07	4.06	2.41
	Gentbrugge	5.27	19.30	4.17	2.62
Rupel	Tolhuis	7.03	17.11	4.67	0.40
	Boom	6.79	17.28	4.68	0.82
	Rumpst	6.66	17.16	4.69	1.19
Nèthe inférieure	Duffel	6.25	17.20	4.02	1.80
	Lierre	5.50	18.23	4.54	2.52

TABLEAU T (*suite*).

		MARÉE HAUTE du 12 mars 1906.		COTE de marée moyenne.	
		Cote.	Heure.	Haute.	Basse.
Petite-Nèthe :	Emblehem	5.51	19.12	4.67	3.92
Grande-Nèthe :	Boekt	5.27	21.15	4.70	4.52
Dyle . . .	Malines	6.02	18.10	4.69	2.39
	Rymenam	6 87	19.40	4.93	4 23
Senne . .	Hombeek.	6.58	17.30	4 91	3.17
Durme . .	Thielrode.	6.35	17.45	4.61	0 69
	Waesmunster . . .	5.66	18.34	4.49	1.13
	Dacknam	4.16	20.37	3.76	3.14

de Termonde à Tamise, quarante heures et trois quarts pour descendre de Tamise à Anvers, quarante-huit heures et quarante minutes pour descendre d'Anvers à Lillo, soit en tout cent quatre-vingt-cinq heures ou sept jours et demi pour un trajet d'environ 60 kilomètres.

Les mouvements des corps flottants dans deux sens opposés ont une importance considérable pour nous, puisqu'ils sont un obstacle à l'évacuation des glaçons. Ceux-ci sont poussés contre les tiges de *Phragmites* et les autres restes végétaux, tantôt dans un sens, tantôt dans un autre, échouent sur les berges à marée descendante et raclent le fond, puis se remettent à flotter lors de la prochaine marée montante, et c'est seulement après avoir passé et repassé en un même point, et après avoir été échoués un grand nombre de fois, qu'ils sont finalement entraînés vers la mer.

C. — *Le sol.*

1. Structure physique. — La structure physique de la terre est loin d'être aussi uniforme que sur les alluvions fluvio-marines. Là, en effet, la rivière n'apporte que les vases les plus fines, puisqu'elle est tout au bas de son cours et n'a plus guère de force de transport. Au contraire, les rivières à marées sont le siège de courants relativement rapides, capables d'emporter autre chose que des particules argileuses. Dans les passes principales, le courant amène du sable, qui se dépose vers les bords et y forme des hauts-fonds, fort redoutés des bateliers (phot. 111 et 114). Certains de ces bancs sont constitués par un sable suffisamment pur pour être exploité, et des bateaux vont s'y charger à marée basse, notamment à Brans (phot. 111), et en aval de Tamise, dans l'Escaut, ainsi que près de Niel, dans le Rupel. Entre le banc et le bord du fleuve, il reste parfois une passe secondaire, qu'on appelle « schaar ».

Quant aux berges proprement dites, elles sont naturellement formées d'argile, puisque près des bords le courant n'est pas assez rapide pour transporter du sable.

Il en est de même des larges surfaces planes qui s'étendent jusqu'au pied des digues, et qui sont les restes des plaines autrefois inondées aux fortes marées (voir fig. 10, p. 189). On peut à peine se faire encore une idée de l'aspect que devaient avoir ces vastes espaces soumis au jeu des marées. A gauche de l'embouchure actuelle du Rupel, on a conservé une surface, légèrement concave, qui se couvre d'eau à marée haute et émerge à marée basse (phot. 112 et 114); elle donne asile à une végétation extrêmement variée où dominent les Graminacées (*Phragmites*, *Glyceria aquatica*, *Phalaris*), *Alisma*, *Sagittaria*, *Caltha*, etc. Il fut un temps où toute la plaine alluviale qui borde l'Escaut et les basses rivières présentait sans doute cet aspect. Mais des endiguements successifs ont rétréci de plus en plus l'étendue du terrain où les marées gardaient accès, et actuellement des digues se dressent contre les berges mêmes. Seulement, ce ne sont pas partout des digues suffisamment fortes et hautes pour arrêter les eaux; souvent ce sont des constructions moins considérables, des « diguettes d'été » comme on les appelle, qui sont capables de résister aux marées de l'été, mais qui sont complètement submergées par les fortes eaux de l'hiver. Ces diguettes sont représentées sur le diagramme 8, D, et sur la photographie 162 (à droite). Derrière elles se trouve un espace qui reste normalement à sec en été, mais qui est inondé d'une façon régulière en hiver; ces prairies inondables s'appellent des « schorres » (phot. 120); elles ont d'ailleurs la même structure géologique que les schorres marins : sur les uns comme sur les autres, chaque inondation apporte une nouvelle petite couche vaseuse qui se superpose horizontalement aux couches antérieures; l'ensemble de ces apports finit par rehausser considérablement le terrain (dans le diagramme 8, comparer D à C).

2. Structure chimique. — Ce qui frappe le plus, c'est l'extraordinaire vigueur de toutes les plantes qui habitent les bords des rivières à marées. Les *Phragmites* et les *Brassica nigra* atteignent 3 mètres de hauteur (phot. 117); les *Petasites* élèvent leurs feuilles à plus de 2 mètres; elles sont dépassées par *Phalaris*, *Valeriana officinalis*, *Epilobium hirsutum;* les feuilles de *Caltha* ont jusque 25 centimètres de diamètre et *Roripa amphibia* amène ses fleurs jaunes au printemps à plus de 1 mètre de hauteur pardessus les *Phragmites* encore jeunes.

A quoi tient cette incomparable puissance de développement? A ce que le sol, déjà fort riche par lui-même, puisqu'il se compose de particules arrachées de la surface cultivée des terres d'amont, est journellement enfoui deux fois sous des eaux chargées de matières alimentaires (voir tableau *L*, colonnes K et L, p. 323). Au jusant, l'eau s'infiltre dans le sol, en passant dans les cavités laissées par les anciennes racines; elle arrive ainsi au voisinage des racines actuelles. A mesure que la marée se retire, l'eau d'infiltration descend de plus en plus, et les cavités se remplissent d'air. A la prochaine marée, le liquide nourricier pénètre de nouveau dans le sol. Il y a donc alternativement de l'air et des sels alimentaires qui sont amenés aux racines, et c'est sans doute le renouvellement constant des provisions d'oxygène et de sels qui permet aux végétaux de croître avec une pareille exubérance. Ajoutons que les substances toxiques formées par les végétaux (d'après M. Whitney, p. 305) sont aussitôt lavées.

II. — Les associations.

Sur les alluvions marines, où la hauteur des marées dépend uniquement des facteurs astronomiques plus ou moins altérés par le vent, il y a une démarcation nette entre la slikke, inondée à toutes les marées, et le schorre, qui n'est atteint qu'aux marées d'équinoxe et d'hiver. Mais dans les fleuves et les rivières, un nouveau facteur vient troubler la régularité des dénivellations dues aux marées : la quantité d'eau venant de l'amont. Disons encore que parfois des embâcles de glaçons agissent également pour déterminer l'élévation du niveau devant elles.

On comprend que, dans ces conditions, il n'y ait pas de limite précise entre les marées de morte eau et les marées de vive eau. Aussi ne peut-on pas subdiviser pratiquement le district des alluvions fluviales en stations correspondant à la slikke et au schorre des alluvions marines. D'ailleurs sa végétation caractéristique n'habite que les berges mêmes de l'Escaut et des rivières, entre les limites habituelles des marées (phot. 109, 110). A Sainte-Marie, près des alluvions marines, la distance verticale entre ces limites est d'environ 5 mètres (voir tableau *R* et *T*); dans le Zuidleede elle n'est que d'environ 1 mètre (phot. 113); elle se réduit à rien aux points extrêmes que la marée atteint dans la Dyle, la Grande-Nèthe, la Senne, etc.

Pour se rendre compte de l'étendue réelle de ce district, il faut aussi envisager l'inclinaison du sol. Lorsque la berge est abrupte, la surface est réduite au minimum; ailleurs (phot. 112, 115, 118), le terrain est sensiblement horizontal; il en est surtout ainsi sur la prairie inondable (phot. 120). Très souvent une partie de la berge est assez peu inclinée, tandis qu'une autre est beaucoup plus rapprochée de la verticale (phot. 109 et diagramme 8, D).

La flore des alluvions fluviales ne peut comprendre que des plantes aquatiques ou marécageuses, puisqu'elles sont sous l'eau deux fois par jour. Encore faut-il que ces espèces soient capables de supporter une émersion qui est plus ou moins longue, suivant qu'elles se trouvent vers le haut ou vers le bas de la berge. Il n'y a donc en fait de Phanérogames que des plantes aquatiques à feuilles aériennes. Citons pourtant une exception : *Callitriche verna*, qui habite parfois des berges abruptes, notamment le long de l'Eykenvliet, et y forme de longues chevelures pendantes du plus beau vert; il convient de faire remarquer que cette espèce, ordinairement submergée ou flottante, vit très bien par terre à condition que le sol et l'air soient fort humides.

Une autre condition encore doit être réalisée pour que des plantes aquatiques, éventuellement aériennes, puissent coloniser les alluvions : comme les courants sont assez violents, il est nécessaire que les végétaux soient solidement fixés au sol; c'est, sans doute, cette condition qui écarte *Sratiotes aloides*, une plante dont les feuilles n'ont pas du tout besoin d'être submergées, mais qui possède des racines très faibles. Elle est très commune dans le vieil Escaut, à Bornhem (phot. 151) et dans l'étang d'Overmeire, deux boucles du fleuve où il n'y a plus de courant.

D'une façon générale, la végétation des alluvions fluviales est tardive, ce qui s'explique ici, tout comme pour les pannes (p. 412) et pour les alluvions marines (p. 426), par le refroidissement que causent les inondations.

A. — *Berges peu inclinées.*

La flore est différente sur les berges abruptes et sur celles qui sont peu inclinées. Commençons par ces dernières, qui sont les plus peuplées.

Tout au bas de la berge et aussi sur les bancs de sable, la végétation se compose exclusivement d'un Flagellate, *Euglena deses*, qui forme sur la vase ou le sable un revêtement d'un vert clair magnifique. Cette espèce acquiert de grandes dimensions et ne nage pour ainsi dire jamais; d'ailleurs elle est presque toujours privée de fouets; elle se contente de ramper à la surface de la boue. Les Diatomées et les Schizophycées sont rares dans cette station; elles ne sont d'ailleurs abondantes que sur les pilotis des embarcadères et sur les murs de quais.

Un peu plus haut apparaissent les premières Phanérogames.

Celle qui se risque le plus loin est *Eleocharis palustris* (*fig.* dans Raunkiaer, *1895-1899*, pp. 430 et 432). Auprès d'elle vit un *Vaucheria* que je n'ai pas pu déterminer spécifiquement. Il forme des tapis serrés (phot. 119), vert foncé, accrochés dans la boue; çà et là les filaments sont réunis en petites houppes coniques, rapprochées les unes des autres.

Cette zone se continue vers le haut par celle où dominent *Scirpus lacustris* (*fig.* dans Raunkiaer, *1897-1897*, pp. 442 à 445, p. 483, p. 493; dans Warming, *1897*, 2, p. 178), *S. maritimus* (*fig.* dans Raunkiaer, *1891-1893*, pp. 447 à 449) et *S. triqueter* (phot. 119). Cette dernière plante est la seule qui soit spéciale au district; elle ne se rencontre jamais ailleurs, mais, par contre, elle accompagne les marées jusqu'à leur extrême limite en amont des rivières. Les *Scirpus* et les *Heleocharis* qui occupent les situations les plus basses dans cette zone et qui sont inondés le plus longtemps ne fleurissent jamais; ceux qui habitent plus haut produisent seuls des fleurs et des graines mûres.

C'est immédiatement au-dessus des *Scirpus* que la flore présente son maximum de variété. Elle est différente sur les bords du district, c'est-à-dire au pied des digues, et sur les petits plateaux qui s'élèvent à la même altitude au sein des grandes surfaces sensiblement planes (phot. 118). Sur les hauts-fonds s'installent des fourrés denses de *Caltha* (phot. 115), de *Sagittaria* (*fig.* dans Raunkiaer, *1904-1904*, p. 5), auxquels se mêlent parfois *Scirpus triqueter*, *S. maritimus*, *Eleocharis*..., mais jamais des Graminacées.

Sur les bords, ce sont au contraire les Graminacées qui accaparent la majeure partie du terrain : *Phragmites* (phot. 112, 115, 116, 117; *fig.* dans Raunkiaer, *1895-1899*, p. 577; dans Warming, *1897*, 1, p. 94; *1897*, 2, p. 180; *1906*, pp. 87, 230, 232), *Phalaris arundinacea*, *Glyceria aquatica* (phot. 115; *fig.* dans Raunkiaer, *1895-1899*, p. 568). Parmi ces Graminacées croissent les plantes les plus diverses : *Sium erectum*, *Epilobium parviflorum* et *E. hirsutum*, *Valeriana officinalis*, *Roripa amphibia*, *Nasturtium sylvestre*, *Myosotis palustris*, *Ranunculus repens*, *Rumex conglomeratus*, *Petasites officinalis* (phot. 119), etc.

Il est curieux de constater que les *Phragmites* ne vivent jamais au milieu des larges surfaces presque plates sur lesquelles la couche d'eau n'est pourtant à aucun moment trop épaisse. Ce n'est pas seulement sur les alluvions que les roselières constituent une sorte de bourrelet le long des bords; dans les étangs à sol vaseux il en est de même, par exemple, dans le Groote Burghtsche Weel (phot. 147) et dans le Keygnaert Kreek, dont il sera question dans le chapitre consacré aux polders. Au contraire, quand le terrain est plus sableux, par exemple dans les étangs d'Overmeire et du Blanckaert, les Roseaux s'avancent jusqu'au milieu de l'eau, mais ils n'y fleurissent pas (phot, 144, 148, 149). Leur exclusion des hauts-fonds vaseux tient peut-être à ce que le terrain n'est pas assez stable pour des plantes qui s'élèvent fort haut dans l'air et sur lesquelles le vent et les courants ont fortement prise.

En dehors de la roselière, donc tout près de la digue, la végétation change encore une fois; les hautes Graminacées perdent leur suprématie et sont remplacées par des plantes basses : *Caltha*, *Sium*, *Petasites* (phot. 116) auxquelles se joignent des Graminacées plus petites : *Phleum pratense*, *Arrhenatherum*, *Dactylis*, etc.

Au pied même de la digue, à un niveau qui n'est atteint qu'exceptionnellement par les marées d'été, vivent les mêmes Graminacées, avec *Cardamine pratensis* (phot. 115), *Ranunculus Ficaria*, *R. Auricomus*, et d'autres plantes banales de la digue, qui descendent jusqu'ici.

Les quelques espèces des alluvions fluviales qui conservent des feuilles en hiver (*Caltha*, *Myosotis*, *Sium*, etc.) ne se rencontrent sur les berges des rivières que derrière la roselière ou dans celle-ci, tandis que sur les larges surfaces planes, telles que celles de l'embouchure du Rupel (phot. 112, 125), elles s'éloignent des Roseaux et envahissent le milieu de la vase. Ces différences dans les façons de se comporter tiennent, sans doute, à ce que le long des rivières, ces plantes sont détruites par les glaçons que ballottent des courants de flux et de reflux, lorsqu'elles ne sont pas protégées par les tiges dures des *Phragmites;* au contraire, dans le large bassin situé à côté de l'embouchure du Rupel, les glaçons ne pénètrent guère.

B. — *Berges abruptes.*

Les berges qui sont directement battues par les courants et qui subissent une érosion plus ou moins vive, sont presque verticales et leur flore est naturellement fort réduite; d'ailleurs leur sol trop dur n'offre pas aux végétations l'occasion de s'installer commodément. Les *Euglena* et *Vaucheria* y font défaut, de même que la plupart des associations que nous venons de passer en revue; les espèces sont les mêmes que sur les berges peu inclinées, mais elles ne sont pas groupées d'une façon aussi caractéristique.

C. — *Prairies inondables.*

Pour faire l'étude complète du district des alluvions marines, nous devrions maintenant examiner les prairies inondables, situées en avant des digues capitales. Seulement cette association a été fortement remaniée par l'Homme, et je ne crois pas utile d'y insister. Qu'il me suffise de dire que les espèces sont en grande partie celles qui occupent le niveau supérieur des berges faiblement inclinées.

§ 4. — **District des polders** (¹).

I. — LIMITES.

Chaque marée qui s'étale sur les alluvions marines ou fluviales y laisse une couche de vase et contribue au colmatage du schorre. Dès que le niveau de la terre est suffisamment élevé pour que seules les marées les plus fortes puissent désormais les atteindre, on les soustrait par la construction d'une digue aux incursions ultérieures de la marée. Un nouveau polder est ainsi créé. Il ne reste plus qu'un fort petit nombre de schorres qui puissent encore être englobés dans le district poldérien. Quelques-uns sont « mûrs »,

---

(¹) Voir cartes 1, 2, 3 et 4.

par exemple ceux qui bordent le Bas-Escaut à Santvliet et en aval de Doel (carte 3, A).

De tout temps, il a fallu procéder méthodiquement : commencer par endiguer la plaine alluviale du côté de l'intérieur du pays, puis construire des digues de plus en plus rapprochées de la mer, du fleuve ou de la rivière. Or, nous savons que le sol de la Belgique s'affaisse. Le schorre qui s'étend en dehors de la digue continuant à recevoir des apports de sédiments, s'exhausse sans cesse, et bientôt sa surface est à un niveau supérieur à celui du polder situé de l'autre côté de la digue. Les diagrammes 8 C et 8 D, montrent cette différence de hauteur. Lorsque plus tard on construit une nouvelle digue à quelque distance en dehors de la première, le deuxième polder étant à son tour soustrait à l'alluvionnement, baisse par rapport au schorre, tout en restant plus élevé que le premier territoire endigué. Il résulte de ce phénomène que les polders forment un gradin qui s'élève depuis le polder le plus ancien, c'est-à-dire le plus interne, jusqu'à celui dont la digue touche au schorre.

Le diagramme 9, emprunté à MM. GELLENS, VAN BRABANDT, MELOTTE, WEYTS et PIERROT (*1908*), montre bien cette disposition en escalier. Le plan (à gauche) représente l'Escaut près du Fort Philippe (en aval d'Anvers, sur la rive droite), avec le schorre de Wytvliet (non encore endigué) le polder de Wytvliet (qui est récent) les polders d'Oorderen et d'Austruweel (beaucoup plus anciens). Lors de la marée du 12 mars 1806, « les eaux ont passé au-dessus de la digue, couvrant le polder de Wytvliet et l'ont fortement endommagée..... Les eaux qui ont envahi le polder de Wytvliet ont passé par-dessus la digue de mer qui sépare ce polder des polders d'Oorderen et d'Austruweel..... »

Ces deux derniers furent donc aussi inondés, au moins en partie. Le profil A montre que le schorre est à la cote 5 et le polder de Wytvliet à la cote 4. Aux endroits où passent les profils B, C, D, il est à la cote 4.10 à 4.20. Les polders d'Oorderen et d'Austruweel ne sont qu'à la cote 2.60 et 1.40. Je ne sais si le polder d'Austruweel est de date plus reculée que celui d'Oorderen, mais tous deux sont certainement antérieurs au polder de Wytvliet : aussi ce dernier a-t-il un niveau plus élevé qu'eux, mais inférieur à celui du schorre.

⁂

La disposition de la frontière septentrionale de notre pays fait que le district poldérien est fragmenté chez nous en trois parties (voir carte 1) :

a) Les polders littoraux, plus ou moins parallèles à la côte, depuis la France jusqu'à la Néerlande. Leur sol est formé de sédiments marins (ou plutôt fluvio-marins, comme ceux qui se déposent actuellement dans l'estuaire de l'Yser) (cartes 2, 3 B, 4 B, C);

b) Les polders du nord d'Eecloo, formés par la même argile.

c) Les polders bordant l'Escaut et ses affluents. La partie basse, jusque près de l'embouchure de la Durme, est formée de sédiments marins; le long des rivières, et aussi le long de l'Escaut jusqu'à Gand, le terrain est formé de sédiments d'eau douce (cartes 3, A, C, 4 A).

J'ai déjà indiqué (p. 188, et carte 1) que les sédiments marins remontent ici beaucoup plus haut que les endroits actuellement atteints par l'eau salée. On sait d'ailleurs que les eaux de la mer s'engouffrent plus ou moins loin dans un fleuve, selon la largeur de l'embouchure et aussi selon sa direction par rapport à celle que suit l'onde marée.

1. Limite supérieure. — Il n'y a donc pas de séparation nette entre les polders marins et les polders fluviaux. Tout aussi indécise est la limite supérieure des polders, le long de l'Escaut et des rivières.

Ces cours d'eau transportent des sédiments et en déposent dans toutes les parties de leur trajet. Dans leur portion supérieure, ils ont une vitesse suffisante pour entraîner jusque sur leur lit majeur (celui qu'ils occupent lors des crues) du sable et surtout du limon; c'est donc principalement du limon qu'ils laissent après eux lorsqu'ils rentrent dans leur lit habituel. Au contraire, dès qu'ils débouchent dans la plaine alluviale, leur pente se réduit presque à rien (p. 442) et leur courant se ralentit énormément : aussi n'est-ce plus que dans l'axe du thalweg qu'ils entraînent et déposent du sable; et lorsqu'ils se répandent sur la plaine alluviale, ils n'apportent que les sédiments argileux les plus fins.

On comprend toutefois qu'il n'y a pas de délimitation précise entre la portion haute et la portion basse, puisque la puissance de transport d'une rivière varie sans cesse et d'une façon fort étendue. J'ai cru pouvoir fixer arbitrairement la limite supérieure des polders à la cote de 5 mètres : c'est à peu près le niveau jusqu'où les marées ordinaires refoulent les eaux, et où, par conséquent, le courant vers l'aval subit un ralentissement notable.

Ainsi que le montre la carte 1, il y a des polders, non seulement le long des rivières où la marée pénètre à présent, mais aussi le long de certaines rivières barrées, telles que la Dendre et l'Yser (avec ses affluents), et même dans les vallées de rivières qui n'existent pour ainsi dire plus, par exemple la Vieille-Caele (voir p. 180).

2. Limite latérale interne. — A mesure qu'on s'écarte de la mer ou de la rivière pour se rapprocher de l'intérieur du pays, la couche de sédiments poldériens devient naturellement de plus en plus mince, pour finir en biseau sur les terres voisines. Les districts qui touchent aux polders sont : le district hesbayen, dans le sud de la Flandre occidentale; le district flandrien, dans la majeure partie des deux Flandres, du Brabant et de la province d'Anvers; le district campinien, sur la rive droite de l'Escaut, en aval d'Anvers (carte 1).

Le contact du Poldérien avec le Hesbayen et le Campinien s'opère presque toujours sur une pente assez inclinée. Mais le Flandrien est beaucoup plus uni et la ligne où il touche le Poldérien est donc moins bien marquée, d'autant plus que l'affaissement général que subit la Belgique a amené la plaine flandrienne au-dessous du niveau de la mer (p. 204 et fig. 17).

Plusieurs photographies représentent le contact du Poldérien et du Flandrien :

Phot 126. Limite du Poldérien et du Flandrien le long du canal de Bourgogne.

Phot. 181. Champ flandrien près du canal de Handzaeme.

Phot. 182. Prairies flandriennes sous le niveau des marées hautes, à Eerneghem.

Phot. 183. Polders occupant un ancien lit de l'Escaut, à Berlaere. A droite et à gauche, les berges flandriennes du fleuve.

Phot. 186. Polder de Schonselbroek, au pied de petites collines flandriennes.

3. Limite latérale externe. — Du côté de la mer, les polders s'arrêtent contre des dunes (¹) (phot. 123), sauf aux endroits où les dunes étaient insuffisantes et où elles ont été renforcées par une digue (phot. 122). Auprès des rivières, le polder est toujours bordé par une digue. Nous savons déjà (p. 204) que le mouvement vers le bas qui se fait sentir dans notre pays amène les polders de plus en plus profondément sous le niveau des hautes mers, et l'on est donc obligé de rehausser et de renforcer sans cesse les digues qui défendent les polders contre les marées. Les photographies 121, 127, 128, 162 montrent la hauteur des digues et les différences de niveau entre le cours d'eau et le polder. Le diagramme 8 D en donne une idée plus précise. Beaucoup de polders sont à une cote voisine de 1, par exemple sur la rive droite de la Durme (en aval de Hamme), — le Groote Schoor, entre Bornhem et Hingene (carte 4, A), — et les Grandes Moeres (carte 4, B). La dénivellation est telle que beaucoup de petites rivières, par exemple l'Eykenvliet (phot. 127) et le canal de Moerdyk (phot. 125), ont le fond de leur lit situé à un niveau plus élevé que les polders voisins.

Quelque soin qu'on apporte à entretenir les digues, celles-ci sont toujours à la merci d'une crue exceptionnelle. En mars 1906, de nombreuses digues se sont rompues sous la poussée des eaux. Les

---

(¹) Cette limite est plus apparente que réelle, puisque le terrain poldérien se continue sous les dunes (voir fig. 23, p. 401).

photographies 129 à 132 ont été faites un mois après le désastre; elles montrent les eaux de l'Escaut qui tombent sur le polder, avec un aspect de rapides, et les polders encore complètement ou partiellement sous l'eau.

Voici, d'après le rapport de MM. Gellens, Van Brabandt, Melotte, Weyts et Pierrot (*1908*), quelles ont été les inondations de polders causées par cette marée-tempête, dont le tableau T (pp. 443, 444) indique les hauteurs :

Escaut. — Le polder frontière (Grenspolder), sous Santvliet : ruptures de la digue de mer.

Polder Hagemans, sous Santvliet : ruptures de la digue de mer et de la digue séparant ce polder du Grenspolder.

Polder Peerdenschorre (¹), sous Doel.

Polder de Lillo : rupture de la digue de mer.

Polder de Wytvliet (diagramme 9) : rupture de la digue de mer. Polders d'Oorderen et d'Austruweel.

Fort Sainte-Marie, polders Real, de Krankeloon et de Melsele : rupture des digues de mer de ce fort et de ces polders.

Polder Paternoster.

Polder de Borgerweert.

Wateringue (²) de Cruybeke : rupture de la digue capitale.

Wateringue Oost-Sint-Schouwselbroek, sous Steendorp et Tamise : ruptures de la digue capitale.

Wateringue « den Eschpolder », sous Tamise: rupture de la digue capitale (phot. 130). Wateringue « Thielrodebroek » (phot. 131 et 132).

Wateringue « Zuibroek, Zwaarveld et Meulenwijk », sous Hamme (phot. 129) : ruptures de la digue capitale.

Wateringue « Grootbroek », sous Moerzeke : ruptures de la digue capitale.

(¹) Ce polder est renseigné à la page 196, d'après Kummer, comme n'étant pas encore réendigué en 1844.

(²) Voir, sur la signification de ce mot, page 459.

Wateringue « Vereenigde Polders van Castel », sous Moerzeke : ruptures de la digue capitale.

Wateringue « Vlassenbroek », sous Baesrode : ruptures de la digue capitale.

Brèche dans la digue communale de Grembergen, suivie de l'inondation du territoire de cette commune.

RUPEL. — La diguette d'été du schorre « de Jonghe » et la digue du polder occidental de Willebroek ont été couvertes et rompues par les eaux ; ce polder et le village de Petit-Willebroek ont été inondés.

Il y a eu aussi beaucoup d'inondations peu importantes le long de la Nèthe inférieure et de la Dyle.

DURME. — Tous les hivers on coupe les digues qui bordent cette rivière, en vue d'irriguer les prairies riveraines; lors de la marée-tempête du 12 mars, ces coupures n'avaient pas encore été fermées et les inondations qui en sont résultées n'ont guère été plus considérables que celles qui accompagnent les marées habituelles; en tout cas, les effets de cette marée extraordinaire ne se sont pas fait sentir en amont de Waesmunster.

4. Largeur des polders. — Sur le littoral et le long de l'Escaut maritime, les polders ont une largeur considérable, qui dépasse souvent 20 kilomètres. A partir d'Anvers, la vallée de l'Escaut se rétrécit considérablement pour ne s'élargir qu'au niveau d'anciennes boucles qui ont été barrées, par exemple près d'Overmeire et un peu en aval de Gand. Les polders bordant les rivières sont partout étroits, excepté près du Moervaert, où ils comblent un ancien lac (p. 180). Il arrive même parfois que la rivière s'est frayé un passage à travers des sables flandriens situés à une altitude supérieure à 5 mètres, et sur lesquels des alluvions poldériennes n'ont pas pu se déposer ; c'est ce qui se présente pour le canal de Moerdyk, en aval du confluent avec le canal de Bourgogne (carte 3, B), et par le Moervaert à Sinay (phot. 184). Un peu en aval de ce point, le Poldérien reprend (phot. 185).

II. — Conditions d'existence.

1. Structure physique et chimique du sol. — Il y a peu de chose à en dire. Les analyses des tableaux *I* et *J* (colonnes G à L) nous renseignent sur la composition de la terre dans les polders marins : elle est riche en sels assimilables, argileuse et peu perméable. Dans les polders qui bordent les rivières, la structure du sol est en règle générale la même, sauf que vers la limite supérieure la proportion de sable devient plus grande, tout en laissant au sol ses deux caractéristiques : la fertilité et la compacité.

2. Horizontalité du sol. Les wateringues. — L'horizontalité est si parfaite que sur la plaine des polders on se rend compte de la sphéricité de la terre aussi manifestement que sur un océan. Dans les photographies, les lointains sont trop indistincts pour qu'on ait l'impression de la rotondité : néanmoins, elles sont souvent fort démonstratives (phot. 124, 134, 157, 158, 159).

Dans un pays aussi plat, où les cotes de niveau se maintiennent partout entre 1 et 5 mètres, les cours d'eau sont naturellement fort paresseux, et avant la construction de digues, leur lit se déplaçait à chaque instant; d'où les innombrables méandres des rivières (voir, par exemple, la Durme en aval de Waesmunster [carte 4 A], et le Beverinck Vaert [phot. 138]).

L'imperméabilité de l'argile fait que les eaux, quoiqu'elles s'attardent sur les polders, n'y pénètrent guère, et que les eaux de pluie vont se collecter dans les creux du terrain. Rien d'étonnant donc à ce que le district poldérien soit couvert d'un inextricable lacis de rivières sans courant appréciable, de canaux et de fossés de tout genre. Tous les creux étaient primitivement occupés par des étangs sans grande profondeur : les Grandes Moeres de Furnes (carte 4 B, phot. 124), la Moere de Ghistelles (carte 3 B, phot. 125), les prairies du Moervaert (phot. 159), etc. Il ne reste plus qu'un petit nombre d'étangs, notamment le Blanckaert, au sud de Dixmude (phot. 142 à 146).

L'évacuation des eaux est un problème capital pour un pays situé au-dessous du niveau des hautes mers. Les champs et les prairies sont toujours bordés de rigoles de drainage; celles-ci confluent en fossés de plus en plus larges qui, finalement, se déchargent dans une rivière. Mais il ne peut pas y avoir de communication ouverte entre les fossés et la rivière, sinon celle-ci refluerait dans le polder à marée haute. Le fossé est pourvu d'une écluse dont on ne lève les vannes qu'à marée basse; il se vide alors rapidement (phot. 161).

Chaque système d'écluses assure l'écoulement des eaux d'un territoire souvent fort étendu. Ainsi la plus grande partie du Furnes-Ambacht, c'est-à-dire de la contrée comprise entre l'Yser, la frontière française et la mer, se débarrasse de ses eaux par des écluses situées à Nieuport. Le long des rivières, les territoires qui ont le même groupe d'écluses sont généralement assez restreints. Ainsi, il y en a deux sur la rive gauche de l'Escaut, entre Thielrode et Tamise. Chaque territoire qui a une évacuation commune constitue une wateringue. Comme tous les cultivateurs d'une wateringue ont les mêmes intérêts, il y a une administration, assez complexe, en partie élective, qui s'occupe de l'écoulement des eaux, ainsi que de l'entretien des digues. L'étude de cette organisation nous entraînerait hors du cadre de la géographie botanique; on trouvera ces renseignements dans les livres de M. Blanchard (*1906*, p. 271) et de M^lle^ Wery (*1908*, p. 174). La nécessité d'une organisation centralisée et responsable est d'autant plus évidente que dans certaines parties du district poldérien, par exemple le long de la Durme, on inonde régulièrement les prairies en hiver pour y amener de la boue fertilisante.

3. Humidité de l'air. — Malgré l'horizontalité du terrain où les vents ne rencontrent aucun obstacle (phot. 137, 154, 155), l'abondance des eaux superficielles maintient toujours l'air à un haut degré d'humidité. Celle-ci est particulièrement forte derrière les digues et dans les endroits où les Saules (*Salix alba*) sont très rapprochés. Ces arbres, qui sont presque toujours cultivés en têtards, portent une végétation épiphyte très nombreuse, parmi laquelle des espèces qui sont liées à un air humide, telles que *Polypodium vulgare* (phot. 153).

III. — La végétation aquatique.

Dans un pays aussi fertile que les polders, tout le terrain est naturellement livré à la culture, et il n'y a pas grand'chose à faire pour celui qui s'occupe de géographie botanique. Ce n'est guère que dans les eaux, sur les digues et le long des chemins qu'il peut espérer rencontrer de la végétation spontanée. Encore doit-on ne jamais oublier que cette flore n'est pas celle qui occupait primitivement le pays, mais celle qui s'y est infiltrée après que l'endiguement eut bouleversé de la façon la plus complète les conditions d'existence des végétaux.

La transformation la plus profonde est naturellement celle que subit la flore d'un schorre marin lorsqu'on construit une digue : la proportion de sels contenus dans le terrain baisse de plus en plus, à mesure que les eaux de pluie lavent le sol et entraînent les matières solubles. Aussi les espèces propres au schorre sont-elles bientôt exposées aux compétitions des plantes venant des polders voisins et qui jusqu'alors avaient été exclues par les sels.

A. — *Eaux saumâtres.*

C'est surtout dans ces eaux et sur leurs bords que l'on peut suivre la lutte des anciens occupants contre les envahisseurs. Il y a pas mal d'anciennes criques ou de fossés dans lesquels l'eau contient encore des quantités plus ou moins grandes de sels. La salure est due ou bien à ce que le fossé reçoit de temps en temps de l'eau de mer par une écluse, ou bien à ce que le dessalement n'est pas complet.

A la première catégorie appartiennent diverses eaux dont les analyses sont données dans le tableau *L* (p. 325) : Yser (colonne V), canal de Plasschendaele (col. W), canal de Loo (col. X), fossé aux *Ruppia* (col. Z), ainsi que le canal d'Ostende à Bruges et l'ancien canal de Nieuport à Furnes (phot. 136), qui est le reste de la partie inférieure de la crique par laquelle Furnes communiquait avec l'estuaire de l'Yser (fig. 11, p. 191); on peut y rattacher aussi des fossés situés près de ces eaux saumâtres et qui reçoivent du sel par les infiltrations, par exemple un fossé à Palingbrugge (tableau *L*, col. Y). Sur les bords de ces eaux plus ou moins salées, se rencontrent des plantes du schorre ou des digues voisines du schorre : *Aster Tripolium*, *Apium graveolens*, *Agropyrum pungens*. Dans l'eau, la plante la plus caractéristique est *Enteromorpha intestinalis* (phot. 136), qui forme souvent des accumulations énormes. Lorsque le liquide a une salure considérable assez constante, *Ruppia maritima* s'y installe également, notamment dans le fossé aux *Ruppia* et dans l'ancien canal de Nieuport à Furnes. Il est curieux de voir que *Phragmites communis* colonise parfaitement ces liquides déjà fort concentrés; pourtant il y reste assez chétif ($1^m,50$ de hauteur audessus de l'eau) et n'y fleurit pas régulièrement (phot. 136).

Les anciennes criques, qui sont totalement séparées de la mer, mais dont le dessalement n'est pas complet, sont nombreuses dans les polders au N. d'Eecloo, et aussi au S. E. d'Ostende. Ainsi le Groote Keygnaert Kreek, près d'Ostende, est bordé d'*Aster Tripolium*, et il contient une abondance d'*Enteromorpha*; il en est de même du Boere Kreek, à Sint-Jan-in-Eremo, où l'eau a une densité de 1,003 à 1,004.

B. — *Eaux douces.*

Lorsque le dessalement est complet, une végétation nouvelle s'installe définitivement dans les eaux des polders. Celles-ci peuvent être classées d'après leur étendue et leur origine en quatre groupes : les étangs, les canaux, les fossés et les trous de tourbières.

Je crois qu'il serait inutile de traiter en détail la végétation aquatique. Celle-ci a été décrite dans ces dernières années par un grand nombre d'auteurs, parmi lesquels il suffit de citer MM. SCHENCK (*1886*), GOEBEL (*1889-1891*), SCHRÖTER UND KIRCHNER (*1896-1902*), MAGNIN (*1904*), LE ROUX (*1907*), TANNER-FULLEMAN (*1907*); beaucoup de Monocotylédonées aquatiques sont décrites et figurées dans l'ouvrage de MM. KIRCHNER, LOEW UND SCHRÖTER. Les principales adaptations à l'hivernage ont été décrites plus haut (p. 261). Ajoutons que la liste éthologique donne aussi pas mal de renseignements qu'il serait oiseux d'expliquer ici plus longuement : l'absence de plantes annuelles hivernales ; le grand nombre de plantes qui passent l'hiver à l'état d'hibernacles ; le fait que la rigidité est souvent due uniquement à la turgescence, soit chez des espèces complètement submergées, soit chez des espèces flottantes, soit même chez celles dont les tiges et les feuilles sont aériennes ; la fréquence des plantes qui se propagent par des rameaux radicants ou des rhizomes.

Il y a seulement quelques points sur lesquels je désire attirer l'attention.

Dans les polders, il y a beaucoup de plantes qui sont peu ou pas fixées au sol : les unes sont privées de racines (*Wolffia*, *Utricularia*, *Ceratophyllum*) ; les autres ont des racines qui ne touchent pas la terre (*Lemna*) ; d'autres enfin engagent à peine leurs racines dans la vase molle (*Hydrocharis*, *Stratiotes*). J'ai déjà signalé (p. 448) que des végétaux de cette catégorie ne peuvent pas se maintenir sur les terrains soumis aux marées.

Il y a bien d'autres végétaux dont les racines ne sont pas nécessairement ancrées dans la terre. Le bord des étangs vaseux, tels que le Blanckaert et le Groote Burghtsche Weel, est garni d'un dense bourrelet de végétaux dans lequel dominent les *Phragmites*, mais où vivent aussi *Scirpus lacustris* et *Typha angustifolia* (phot. 142, 147). Les deux faces de ce bourrelet ont une structure différente. Vers le dehors, les végétaux ont leurs rhizomes fixés dans le sol. Mais du côté de l'étang, où l'eau s'approfondit de plus en plus, les rhizomes ne restent pas engagés dans la vase : ils se relèvent et se maintiennent à une vingtaine de centimètres sous la surface du liquide, tout en gardant leurs connexions avec les rhizomes enterrés de la bordure externe. Ces organes flottants se ramifient et s'enchevêtrent les uns dans les autres, à tel point qu'ils peuvent porter des tiges aériennes sans risquer de s'enfoncer ni d'être culbutés par le vent. Même, on peut sans danger s'aventurer sur ces masses végétales, qu'on sent balancer et descendre lentement dans l'eau. Ces prairies flottantes (heeft, plur. heeften) sont larges de 10 à 20 mètres dans le Blanckaert. Pour empêcher leur extension on est obligé de détruire le végétal qui forme leurs avant-postes, c'est-à-dire *Phragmites* (phot. 144). Dès que ces prairies ont pris une certaine consistance, d'autres plantes peuvent s'y installer : *Rumex Hydrolapathum*, *Ranunculus Lingua*, *Sium latifolium*, *Solanum Dulcamara*, *Mentha aquatica*, *Stachys palustris*, et quelques autres espèces encore, généralement d'assez grande taille (phot. 143).

Il arrive souvent que des courants détachent une partie de la bordure, qui se met alors à flotter comme une petite île de verdure jusqu'à ce que le vent l'ait poussée contre un autre bord, avec lequel elle ne tarde pas à se souder.

Les ouvrages cités à la p. 461 contiennent beaucoup de figures de plantes aquatiques; d'autres dessins ont été cités à propos des alluvions fluviales (p. 449); il y en a encore dans les travaux que voici :

Typha latifolia : Raunkiaer, *1895-1899*, pp. 259, 280.

T. angustifolia : Warming, *1897*, 2, pp. 173, 174.

Sparganium ramosum, *ibidem*, p. 182; Raunkiaer, *1895-1899*, pp. 255, 280.

Potamogeton div. sp. : Raunkiaer, *ibidem*, pp. 41, 47, 49, 50, 55, 73, 74 à 86.

Zannichellia palustris : ibidem, p. 117.

Triglochin palustris : ibidem, pp. 27, 28, 31.

Elisma natans : ibidem, pp. 9, 10.

Butomus umbellatus : ibidem, pp. 2, 3.

Hydrocharitacées : *ibidem*, pp. 126 à 135.

Carex muricata : ibidem, p. 483.

C. riparia : ibidem, p. 490.

Juncus glaucus : ibidem, p. 391.

Polygonum amphibium ; Warming, *1897*, 2, p. 171.

Nuphar luteum : ibidem, p. 169.

Ranunculus Lingua : ibidem, p. 183.

Œnanthe fistulosa : ibidem, p. 185.

Naumburgia thyrsiflora : ibidem, p. 186.

Disons maintenant un mot des diverses stations de plantes aquatiques qui se rencontrent dans les polders ; nous avons déjà dit que ce sont des étangs, des canaux, des fossés et des tourbières abandonnées.

1. Étangs.— Leur profondeur maximum ne dépasse pas 3 mètres. Souvent ce sont des creux du polder dans lequel s'accumulent les eaux de pluie et qui sont parfois traversés par un ruisseau; c'est le cas pour le Blanckaert (phot. 142 à 146) ; l'analyse de son eau est donnée dans la colonne U, du tableau *L* (p. 324). D'autres sont des trous qui ont été creusés par les eaux lorsqu'elles se précipitent avec violence de l'Escaut ou d'une rivière sur un polder après une rupture de digue. Le Groote Burghtsche Weel (phot. 147) et plusieurs autres étangs, désignés sous le nom générique de weel, le long de l'Escaut et du Rupel, ont cette origine. Au fond des méandres qui ont été séparés de l'Escaut, reposent aussi de larges étendues d'eau, telles que le Vieil-Escaut à Bornhem (phot. 151, 152, et carte 4 A) et le Broek ou Étang d'Overmeire (phot. 148 à 150, et carte 3 C ; analyse de l'eau à la colonne CC du tableau *L*, p. 325). Le Broek d'Overmeire n'est pas simplement, comme le Vieil-Escaut, le lit du fleuve. D'après M. Leysen [1], il est dû en grande partie au creusement du sol pour l'extraction de la tourbe. On voit d'ailleurs encore nettement les traces des excavations; la carte 3 C les montre aussi.

Les deux étangs que j'ai le mieux étudiés sont le Broek d'Overmeire et le Blanckaert. Leur flore est renseignée dans la liste des associations.

Tous deux sont voisins des sables flandriens, et par cela même leur eau n'est pas tout à fait aussi riche en sels nutritifs qu'on le supposerait. Le Blanckaert, à travers lequel coule un ruisseau descendant du Flandrien, est le plus pauvre; ainsi il ne renferme guère d'*Elodea canadensis*, d'*Equisetum Heleocharis*, de Lemnacées, de

---

[1] Ce travail m'a été indiqué par M. Lambeau, conducteur des Ponts et Chaussées, à Termonde.

Roripa amphibia et d'autres espèces qui exigent une alimentation abondante.

La liste des associations indique aussi à Overmeire certaines espèces qui sont surtout abondantes dans les marécages pauvres : *Eriophorum angustifolium*, *Calamagrostis lanceolata*, *Naumburgia thyrsiflora*, *Pedicularis palustris*. Cette contradiction tient à ce que j'ai dû utiliser, pour l'étang d'Overmeire, des listes dans lesquelles je confondais les prairies situées sur Flandrien avec celles qui se trouvent sur les alluvions argileuses. La distinction entre les différents terrains est d'ailleurs fort malaisée, puisque toute la périphérie de l'étang est située à peu près au même niveau, égal ou inférieur à 5 mètres.

2. Canaux. — Toutes les rivières qui traversent le district des polders sont éclusées et les plus larges d'entre elles sont canalisées. Leur courant est donc pour ainsi dire nul et des plantes flottantes peuvent s'y développer librement, par exemple *Limnanthemum* (phot. 137), *Enteromorpha intestinalis*, etc.

Presque toujours il a fallu surélever les berges de ces rivières pour remonter leur eau et lui permettre de s'écouler à marée basse vers la mer. Cet aspect est très caractéristique pour la Dendre près de Termonde et pour le canal de Moerdyk, dans la traversée de la Moere (phot. 125). Les canaux entièrement artificiels ont d'ailleurs le même profil transversal : dans ce pays, on ne creuse pas un canal, on le bâtit de toutes pièces au-dessus du sol; sinon la différence de niveau entre le canal et la mer serait vraiment trop forte.

3. Fossés. — Il y a beaucoup d'anciens canaux qui ne servent plus du tout à la navigation et qui se sont presque entièrement comblés, par exemple la Venepe (phot. 139) et le Beverinck Vaert (phot. 138). La plupart des fossés ont été creusés intentionnellement pour assurer l'évacuation des eaux; toutes les prairies et tous les champs labourés en sont bordés. Ils donnent asile à la flore la plus luxuriante qu'on puisse imaginer (phot. 140 et 141). La richesse de ces eaux en sels alimentaires rend compte de la vigueur

exceptionnelle de la végétation (colonnes Q, R, S, AA, BB du tableau *L*, pp. 324, 325).

4. Trous de tourbière. — Tout le territoire poldérien repose sur une couche de tourbe post-flandrienne (p. 182). Lors des ruptures de digues, qui ont été provoquées par la marée du 12 mars 1906, les eaux qui tombaient avec violence sur les polders et qui affouillaient le terrain ont partout ramené des blocs de tourbe (p. 185). De même sur le littoral la tourbe est toujours présente (phot. 133), et c'est précisément la compression de cette couche qui a déterminé l'inclinaison de la plupart des clochers de cette région (phot. 134).

La tourbe que l'on a exploitée à Overmeire est d'un autre âge géologique que celle du littoral et celle du polder « Den Esch ». Elle provient du grand marécage qui recouvrait le bassin du Bas-Escaut pendant l'époque campinienne (p. 176); c'est du moins ce que je conclus de la découverte dans cette tourbe d'ossements de *Cervus megaceros*.

L'exploitation de ces tourbes est maintenant abandonnée presque partout, mais en beaucoup de points persistent encore les trous qui avaient été creusés jadis, notamment sur la rive droite de la Durme en aval de Hamme (carte 4 A), autour de l'étang d'Overmeire (carte 3 C) et dans le polder Saint-Onulphe, un peu en amont de Termonde (phot. 135).

En tous ces points, la végétation est fort variée; *Stratiotes* est particulièrement abondant.

IV. — Les digues.

La végétation qui garnit les digues est la même que celle des bords des chemins; elle est tout à fait banale et sans le moindre caractère.

Les digues qui bordent les alluvions marines présentent seules quelques particularités; elles portent des plantes qui se sont échappées de la limite supérieure du schorre : *Atriplex littoralis*, *Beta maritima*, etc., et d'autres qui sont plus abondantes là que partout ailleurs ou même qui sont spéciales : *Hordeum maritimum*, *Cochlearia danica*, *Pastinaca sativa*, *Matricaria inodora maritima*, *Tragopogon porrifolius*.

C'est principalement sur le talus dont le pied est battu par les fortes marées que la digue de mer porte ces quelques espèces caractéristiques. Sur l'autre face, ainsi que sur les digues qui sont plus ou moins éloignées de la mer, par exemple la digue du Comte Jean (phot. 122), la végétation a la même banalité que dans les polders fluviaux.

La liste des associations montre que la flore est sensiblement la même dans les polders marins et dans les polders fluviaux. La seule différence un peu frappante consiste dans l'abondance de plantes de moissons et de plantes habitant les bords de fossés, sur les digues des polders fluviaux. Mais cette différence est purement accidentelle ; elle tient à ce qu'on a l'habitude d'aller déposer sur les digues, pour les exhausser et les raffermir, toutes les mauvaises herbes des champs et toutes les immondices provenant du curage des fossés.

V. — Les cultures.

Les polders sont un des pays agricoles les plus riches qu'il y ait au monde. La fertilité du sol est très grande et permet la culture des plantes les plus variées : le Froment (*Triticum vulgare*), le Lin (*Linum usitatissinum*), la Betterave à sucre (*Beta vulgaris*), la Féverole (*Vicia Faba*) y donnent de belles récoltes. Les fermes des polders sont généralement grandes (phot. 156) et elles font le contraste le plus complet avec les minuscules exploitations des dunes. Les champs sont aussi souvent de grandes dimensions (phot. 157, 158).

Je n'ai pas l'intention d'insister ici sur les procédés de culture ; je préfère renvoyer à la Monographie agricole de la région des Polders. Les seuls points qui puissent nous intéresser sont que la terre est trop pauvre en chaux et en fer, et que sa compacité empêche le cultivateur de produire une récolte dérobée de Navets (*Brassica Rapa*).

Une autre conséquence de la nature argileuse du sol est qu'on accorde souvent la préférence aux modes d'exploitation qui n'exigent pas de labourages. Sur le littoral et dans les polders au nord d'Eecloo, il y a énormément de pâturages (phot. 124, 138, 140, 141, 156, 160). Dans les polders fluviaux, on fait surtout des prairies à foin (phot. 159, 161) ; de très grands espaces sont aussi consacrés à la culture des osiers (*Salix viminalis, S. amygdalina*, etc.). Les photographies 183 et 186 montrent ces cultures. Au premier plan de la photographie 128 il y a aussi une oseraie.

En aucun point du district poldérien il n'y a de bois. Pourtant les arbres n'y manquent pas, surtout dans les polders fluviaux. Les essences le plus communément plantées le long des prairies sont les Peupliers (*Populus monilifera*), dont la croissance est extraordinairement rapide (phot. 125, 126, 128, 136, 137, 147, 150, 156, 160, 161, 186). Le long des rigoles de drainage dans les prairies on met souvent des Saules blancs (*Salix alba*) cultivés en têtards (phot. 124, 125, 141, 153, 157). Enfin, sur les digues qui bordent l'Escaut et la Durme dans son cours inférieur, il y a une infinité de Noyers (*Juglans regia*, phot. 129, 130, 131, 162).

§ 5. — **District du sable à Cardium** (¹)

I. — LIMITES.

1. Sable à Cardium proprement dit. — Nous avons vu plus haut que pendant les siècles passés la mer rompait parfois les digues et inondait les polders littoraux (p. 193); le plus souvent du sable de la plage était emporté par-dessus l'argile. Jusqu'au moment où les barrières furent réparées, la mer venait recouvrir de temps en temps les sables, ce qui permettait à une faune marine de s'y installer ; elle se composait notamment de Lamellibranches (*Cardium* et *Scrobicularia*), dont les valves se retrouvent dans le terrain.

(¹) Voir cartes 1, 2 B, 2 C, 4 B, 4 C.

Des irruptions de ce genre ont dû se produire en un très grand nombre de points, ainsi qu'en témoigne la carte géologique de Belgique. Mais la couche de sable est souvent assez mince, et les labours l'ont mélangée à l'argile sous-jacente. Il en résulte la formation d'un limon, moins fertile certes que l'argile, mais qui est exploitée par les mêmes procédés que cette dernière; pourtant on y sème du Seigle au lieu de Froment (Wery, *1908*, p. 152).

Il y a seulement trois endroits (carte 1) où le sable a une épaisseur considérable, et qui ont gardé l'aspect de pays peu fertiles : *a*) à Lombartzyde et Westende (carte 2 B, phot. 163, 165, 169 à 171, et fig. 12, p. 193); *b*) à Breedene et Clemskerke (carte 2 C et phot. 164); *c*) à Varssenaere, entre Bruges et Ostende.

2. Polders sablonneux récents. — A propos des limites des dunes littorales, j'ai déjà signalé la présence à Knocke, près du Zwyn, d'un petit territoire qui est un polder, mais dont le sol est pourtant constitué par du sable. Celui-ci y a été apporté par les marées, ainsi que l'indique la comparaison de la carte 4 C avec la figure 16 (p. 202).

3. Dunes internes. — J'ai aussi indiqué (p. 369) la présence, entre Adinkerke et Ghyvelde (en France), de monticules sableux qui sont séparés des dunes littorales par une bande de polders argileux (carte 4 B, phot. 172 à 180). Comme la flore spontanée de ces dunes est exactement la même que celle des dunes de sable à *Cardium* près de Lombartzyde et de Westende, je n'hésite pas à les étudier en même temps que celles-ci, quoique l'origine géologique en soit sans doute différente.

⁂

On voit donc que le district du sable à *Cardium* ne constitue pas un ensemble continu, mais que ces polders sablonneux sont simplement des enclaves accidentelles dans les polders argileux habituels; c'est sans doute pour cette raison qu'ils n'avaient jamais attiré l'attention des botanistes. On peut même se demander s'il y a réellement lieu d'en faire un district spécial.

II. — Le sol.

La différence essentielle entre le sol des dunes littorales et celui des polders sablonneux, est que ce dernier est notablement moins riche en calcaire. La comparaison des colonnes D, E, F du tableau *J* p. 312) avec le tableau *K* (p. 314) ne laisse aucun doute à cet égard.

Quoiqu'on ne connaisse guère la façon dont le calcaire intervient dans le sol, une chose est pourtant certaine : c'est que les sels de calcium sont des poisons pour les plantes calcifuges. Il y a encore un autre point qui semble devoir être accepté : d'après les recherches de MM. Schreiner, Reed et Skinner (*1907*, p. 41), le calcaire aurait la propriété de détruire certaines substances toxiques que les végétaux excrètent dans le sol.

III. — Les associations.

Plantes calcifuges. — La rareté du calcaire imprime à la végétation un caractère bien différent de celle des dunes littorales. Les deux tableaux suivants mettent nettement en évidence ce contraste.

Voici, d'après la liste des associations, l'énumération des Phanérogames qui se rencontrent sur le sable à *Cardium* mais non sur les dunes littorales, ou qui sont rares sur ces dernières :

Panicum Crus-Galli.
Aira caryophyllea.
Nardus stricta.
Juncus effusus.
J. Leersii.
Spiranthes autumnalis.
Rumex Acetosa.
Spergula arvensis.
Scleranthus annuus.
S. perennis.
Teesdalia nudicaulis.
Rubus fruticosus.
Cytisus scoparius.
Trifolium arvense.
Ornithopus perpusillus.
Calluna vulgaris.
Vinca minor.
Teucrium Scorodonia.
Veronica agrestis.
Valerianella olitoria.
Filago minima.
Gnaphalium sylvaticum.
G. uliginosum.
Artemisia vulgaris.
Arnoseris minima.

La plupart de ces espèces sont reconnues généralement comme étant calcifuges (p. 391).

Pour mieux mettre en relief l'influence de la chaux sur la flore du district considéré, il faudrait comparer à l'énumération précédente celle des espèces qui habitent les dunes, mais non les polders sablonneux, et examiner si ces espèces sont en majeure partie calcicoles. Seulement, comme le district du sable à *Cardium* est à la fois fragmenté et peu étendu, on comprend que sa colonisation ne soit pas facile et que la dissémination des espèces des dunes vers les îlots de polders sablonneux rencontre de nombreux obstacles. Aussi, me semble-t-il juste de ne considérer que les espèces les plus répandues. Voici donc l'énumération des Phanérogames qui sont communes dans le district des dunes littorales mais qui font défaut au sable à *Cardium*. Il n'est pas tenu compte des plantes de bosquets et des plantes aquatiques et marécageuses, puisque les stations correspondantes n'existent guère dans le dernier district.

Agrostis alba.
Calamagrostis epigeios.
Apera Spica-venti.
Trisetum flavescens.
Arrhenatherum elatius.
Briza media.
Dactylis glomerata.
Cynosurus cristatus.
Poa annua.
P. pratensis.
Bromus sterilis.
B. secalinus.
Lolium perenne.
Agropyrum repens.
Epipactis latifolia.
Chenopodium polyspermum.
Silene nutans (cc) (1).
Cerastium glomeratum.
C. pumilum.
C. semidecandrum.
C. tetrandrum (*ma*) (2).
Ranunculus acris.
Thalictrum minus (cc).
Sisymbrium officinale.
S. Sophia.
Sinapis arvensis.
Diplotaxis tenuifolia.
Brassica nigra.
Raphanus Raphanistrum.
Draba verna.
Arabis hirsuta (cc).
Saxifraga tridactylites.
Parnassia palustris.
Rosa pimpinellifolia (cc).
Ononis repens.
Trifolium campestre.
T. fragiferum.
T. pratense.
Anthyllis Vulneraria (cc).
Vicia Cracca.
Lathyrus pratensis.
Geranium molle.

---

(1) (cc) = calciole.

(2) (*ma*) = uniquement maritime, en Belgique.

Linum catharticum.
Polygala serpyllacea.
P. vulgaris.
Mercurialis annua.
Euphorbia Helioscopia.
E. Peplus.
E. exigua.
Helianthemum Chamaecistus (cc).
Hippophaës rhamnoides (*ma*).
Eryngium maritimum (*ma*).
Torilis Anthriscus.
Primula officinalis.
Pyrola rotundifolia.
Lysimachia Nummularia.
L. vulgaris.
Calystegia Soldanella (*ma*).
Cynoglossum officinale (cc).
Lycopsis arvensis.
Glecoma hederacea.
Brunella vulgaris.
Mentha arvensis.
Veronica officinalis.
V. Chamaedrys.
Plantago major.
P. Coronopus.
Asperula cynanchica (cc).
Galium Mollugo.
Bellis perennis.
Pulicaria dysenterica.
Carlina vulgaris.
Taraxacum officinale.
Sonchus asper.
S. oleraceus.
S. arvensis.

Avant d'examiner ce tableau, faisons remarquer que la liste des associations n'est sans doute pas aussi complète pour les polders sablonneux que pour les dunes littorales, et que plusieurs plantes que je viens de renseigner comme absentes sur le sable à *Cardium*, pourraient fort bien y exister.

Cette restriction faite, tâchons d'interpréter la liste qui précède.

La comparaison avec la liste géographique où est indiquée la distribution des espèces en Belgique, montre qu'aucune de celles que je viens d'énumérer ne manque au district calcareux, excepté les quelques plantes purement maritimes (marquées *ma*); celles-ci, on le voit, sont limitées aux dunes littorales et n'émigrent pas sur les dunes formées de sable à *Cardium*.

Voilà pour les relations entre la flore du district des dunes littorales et celle du district calcareux. Mais comment se comporte la flore des polders sablonneux vis-à-vis de celles de la Flandre et de la Campine? Il suffit d'examiner la liste géographique pour constater que la plupart des espèces que je renseigne comme propres au sable à *Cardium* sont communes en Flandre et en Campine (tableau *J*, pp. 312, 313) et que les espèces qui manquent aux polders sablonneux manquent aussi dans les deux districts considérés.

Il n'est donc pas douteux que la flore phanérogamique du sable à *Cardium* porte les caractères d'une flore calcifuge.

Muscinées. — Ce n'est pas seulement par l'abondance des plantes calcifuges que la flore des polders sablonneux se sépare de celle des dunes littorales. Il y a encore un autre fait tout aussi frappant : alors que sur les dunes proprement dites les Mousses ne sont guère représentées que par une seule espèce, *Tortula ruralis ruraliformis*, dont la prépondérance est telle que toutes les autres sont reléguées à l'arrière-plan, sur les dunes formées de sable à *Cardium* des espèces assez nombreuses se rencontrent en mélange : *Rhacomitrium canescens* (phot. 177), *Hylocomium triquetrum* (phot. 176), *Polytrichum piliferum*, *Hypnum purum*, *Hylocomium squarrosum*, etc. Les Hépatiques foliacées, elles aussi, comptent plusieurs espèces dans les polders sablonneux et aucune dans le district des dunes. (Voir MASSART, *1904-1905*.)

Passons maintenant en revue les diverses associations du district du sable à *Cardium*.

1. Dunes. — Elles sont toujours peu élevées (au maximum six mètres au-dessus du sol voisin) et leur flore est beaucoup moins variée que celle des dunes littorales ; leur aspect est pourtant assez analogue à celui des dunes fixées : le sol est raffermi par un tapis continu de Mousses (phot. 176, 177) et de lichens (phot. 168) ; les Phanérogames sont de petite taille et consistent surtout en plantes herbacées, telles que *Nardus stricta* (*fig.* dans WARMING, *1891*, p. 189 ; WARMING, *1897*, I, p. 80 ; RAUNKIAER, *1895-1899*, p. 609). *Corynephorus*, *Festuca ovina*, *Luzula*, *Cerastium caespitosum*, *Jasione*, etc. Au printemps, certaines de ces dunes sont toutes jaunes, tant elles portent de fleurs de *Ranunculus bulbosus* (phot. 170).

2. Pâturages et garennes. — Beaucoup de monticules servent, au moins d'une façon temporaire, de pâturage pour des Chèvres, des Moutons, des Mulets et des Anes. Les endroits plus plats, correspondant aux pannes des dunes litorales, sont toujours utilisés comme pâtures (phot. 163).

C'est dans ces plaines légèrement bosselées que l'analogie de la flore avec celle des bruyères flandriennes et campiniennes est le mieux marquée. Sur la carte au 20,000ᵉ de l'état-major, dont notre carte 2 B est une reproduction, les pâturages de « De Schudde Buis » et « 't Veld » (à Lombartzyde et Westende) sont représentés de la même façon que les bruyères. D'ailleurs, l'aspect général est identique (¹). Au lieu de *Salix repens* et de *Hippophaës*, comme dans les pannes typiques, ce sont ici des *Calluna* (phot. 163, 166) et des *Cytisus scoparius* (phot. 169, 175) qui forment le fond de la végétation. Aux endroits où le sable ne porte que peu de Mousses et de lichens poussent des plantes annuelles hivernales : *Teesdalia nudicaulis, Aira caryophyllea* (phot. 167), *Arenaria serpyllifolia*, etc.

Beaucoup de pâturages secs sont en même temps des garennes. Ainsi que nous l'avons déjà dit (p. 345), leur végétation se réduit finalement à *Carex arenaria* (phot. 178, 179); à Westende, il persiste aussi des *Calluna* rabougris (phot. 163).

Dans les fonds plus humides, la végétation se modifie peu à peu. Des *Juncus* font leur apparition, en même temps que *Sagina procumbens, Rubus fruticosus, Hydrocotyle, Erythraea Centaurium*, etc.

Les petites mares qui ont été creusées pour servir d'abreuvoir ont une flore peu intéressante et fortement modifiée par la fumure; elle comprend, par exemple : *Callitriche verna, Ranunculus aquatilis, Nasturtium officinale, Glyceria aquatica, Equisetum Heleocharis*, etc.

3. Cultures. — Le sol est trop pauvre pour porter autre chose que des Pommes de terre et du Seigle (phot. 164, 165, 171). Les

---

(¹) Il y aussi des noms de localités qui rappellent cette physionomie; par exemple « Heimolen » = « Moulin de bruyère » (au S.-E. de la carte 2 C).

habitants des dunes internes et des polders sablonneux qui s'étendent près du littoral ont des fermes toutes petites (phot. 179, 180); leurs champs sont également fort exigus, tout comme dans les dunes, ainsi que le montre la comparaison de la carte 2 A (dunes) avec la carte 2 B (sable à *Cardium*, à l'E. de la chaussée de Lombartzyde à Westende). La carte 2 C indique le même morcellement du terrain entre la chapelle de N.-D. des Dunes et de Mispelburg, et entre Mispelburg et Heimolen; mais entre Mispelburg et la ferme de Jacobynessen s'étendent des espaces plats avec des pâturages de grande étendue. Les dunes internes de Ghyvelde et Adinkerke (carte 4 B) ne portent des champs que dans leur extrémité orientale; la culture y est aussi très morcelée. Ce qui augmente encore l'analogie des cultures des dunes proprement dites et celles des dunes internes et du sable à *Cardium*, c'est que les champs sont ici également entourés de brise-vents (phot. 164, 165, 171).

L'aspect général des cultures est tout autre dans les polders sablonneux situés entre Ostende et Bruges (carte 1). Alors que les dunes internes et les polders sablonneux proches de la côte sont habités et cultivés par des marins, qui y ont introduit les mêmes procédés que ceux qui sont en usage dans les pannes, les polders sablonneux de Varssenaere ont été sans doute colonisés par des cultivateurs venus des sables flandriens; toujours est-il que l'aspect du pays est semblable à celui des champs flandriens voisins : ils sont à peine plus étendus que dans les dunes, mais ils sont bordés de petites levées de sable sur lesquelles on plante des *Cytisus scoparius;* de grands Chênes (*Quercus pedunculata*) se dressent çà et là au milieu des cultures.

La sylviculture est peu représentée dans les polders sablonneux. A Westende et Lombartzyde, il y a des aunaies semblables à celles des pannes. Leur végétation est peu variée; elle contient pourtant une espèce intéressante : *Aspidium spinulosum.* A Clemskerke, il y a des taillis de *Cytisus scoparius* (Genêt-à-balai) qui est employé au clayonnage des brise-lames.

Les dunes internes sont notablement plus riches en arbres. Les Peupliers (*Populus monilifera*) sont beaucoup plantés, surtout au voisinage des maisons (phot. 175, 189, 180). On les cultive non seulement pour leur bois, mais aussi comme nourriture pour les Lapins (phot. 178). Sur les dunes de Ghyvelde (sur territoire français), on a fait beaucoup de boisements de *Pinus sylvestris* (phot. 172 à 174) et de *P. Pinaster*. Afin de fournir des refuges au gibier, on y a aussi introduit *Sambucus nigra* et *Hippophaës* (phot. 174), dont les fruits servent en même temps à nourrir les Faisans.

CHAPITRE IV.

COMPARAISON DES DISTRICTS LITTORAUX ET ALLUVIAUX AVEC LES DISTRICTS VOISINS.

A. — Subdivision géobotanique de la Belgique.

C'est à notre maître Crépin qu'on doit la première subdivision géobotanique de la Belgique.

La classification qu'il donna en *1866*, dans la deuxième édition de la *Flore de Belgique*, est celle-ci :

- Région jurassique.
- Région ardennaise.
- Région moyenne . .
  - Zone calcareuse.
  - Zone argilo-sablonneuse.
- Région septentrionale
  - Zone campinienne.
  - Zone poldérienne.
  - Zone maritime.

Pour la délimitation exacte de ces régions et zones, je puis renvoyer à ce que Crépin lui-même a écrit en *1878* (pp. 320 à 369).

A l'époque où Crépin établissait sur des bases solides la géobotanique de notre pays, aucune contrée voisine n'avait été l'objet d'un essai de ce genre. La deuxième édition de la *Flore* fut une révélation pour les botanistes : c'était la toute première fois que la distribution des espèces d'un pays était donnée, non par provinces, mais par territoires géobotaniques. Ce qui montre combien les difficultés à vaincre étaient grandes, c'est qu'actuellement encore il n'y a pas un seul autre pays où l'on ait pu suivre méthodiquement l'exemple donné par Crépin. Pour ne citer qu'un exemple, une importante flore qui vient de paraître, la *Flore de France*, par M. Coste, commence, il est vrai, par une introduction de

M. Flahault où celui-ci expose les bases de la géographie botanique de la France, mais dans la flore elle-même, les indications relatives à la distribution ne tiennent aucun compte de l'intéressant travail de M. Flahault.

En l'absence de renseignements sur la géobotanique des contrées voisines, Crépin en était donc réduit à faire des subdivisions qui s'appliquaient étroitement à la Belgique, et qui s'arrêtaient à nos frontières. Depuis lors, la géobotanique a été étudiée avec succès en France, par M. Flahault; en Allemagne, par M. Drude (*1892*, *1896*); en Neerlande, par MM. Goethart et Jongmans.

La carte donnée par M. Flahault dans la *Flore* de M. Coste et celle de M. Drude dans l'*Atlas* de Berghaus, *1892* (que j'ai reproduite sur la carte 9, hors texte) sont d'accord pour faire passer à travers notre pays la séparation de deux des domaines de la Région forestière de l'ancien continent : le domaine des plaines de l'Europe nord-occidentale (dont fait partie la moitié N.-W. de la Belgique) et le domaine des basses montagnes de l'Europe centrale (auquel appartient la moitié S.-E. du pays). La limite de ces deux domaines, telle qu'elle est tracée par les botanistes français et allemand, coïncide presque complètement avec la séparation des zones calcareuse et argilo-sablonneuse de Crépin.

Plusieurs des zones et régions établies par Crépin devront être subdivisées davantage. Tel est aussi l'avis de M. Durand (De Wildeman et Durand, *1898-1907*, p. 2).

Dans le présent travail, j'ai séparé la zone maritime en dunes littorales et alluvions marines. La zone poldérienne de Crépin se limite aux polders marins; j'y ai fait entrer les polders fluviaux, mais j'en ai distrait les polders sablonneux (sable à *Cardium* et dunes internes). Enfin, j'ai séparé les alluvions fluviales de la zone campinienne de Crépin. Cette dernière zone, à laquelle touchent presque partout les districts littoraux et alluviaux, nous intéresse beaucoup au point de vue de l'origine de la flore de ces districts; pour des raisons que j'indiquerai rapidement plus loin (p. 497), j'ai séparé sa portion occidentale (Flandrien) de sa portion orientale (Campinien).

Je divise donc la Belgique comme suit (¹) :

DOMAINE DES PLAINES DE L'EUROPE N.-W.

District des dunes littorales.
— des alluvions marines.
— — fluviales.
— des polders.
— du sable à *Cardium*.
— flandrien.
— campinien.
— hesbayen.

DOMAINE DES BASSES MONTAGNES DE L'EUROPE CENTRALE :

District calcareux.
— ardennais.
— jurassique.

B. — QUELLES PLANTES MANQUENT AUX DISTRICTS ALLUVIAUX ET LITTORAUX.

Nous avons déjà vu pour quelles raisons la flore des alluvions marines (p. 428) et celle des alluvions fluviales (p. 447) sont nécessairement très pauvres en espèces. Examinons de plus près la composition floristique des autres districts. La liste géographique facilite la comparaison.

Les plantes qui font défaut aux dunes, aux polders et aux sables à Cardium, peuvent être classées en plusieurs catégories.

Il y a d'abord des plantes rares en Belgique, dont l'existence en tel ou tel point de la Belgique est un pur *accident*, ainsi que s'exprime M. Durand (*1907*, p. 25).

(¹) Cette classification est tout à fait provisoire en ce qui concerne le domaine des basses montagnes. Les districts sont rapidement caractérisés dans mon *Sommaire du cours de botanique (1907)*.

Puis il y a de nombreuses espèces qui sont propres au domaine des basses montagnes (districts jurassiques, ardennais et calcareux) et ne descendent jamais, au moins en Belgique, dans le domaine des plaines. M. DURAND (*1907*, pp. 30 à 33) donne des listes de ces végétaux.

Le plus intéressant est le troisième groupe comprenant les espèces qui se rencontrent partout excepté dans les districts littoraux et alluviaux. L'énumération de ces espèces est donnée par M. DURAND (*1907*, pp. 36 à 38) (¹).

La liste géographique renseigne celles de ces plantes qui sont assez communes dans nos divers districts. Elle indique aussi que certaines autres espèces qui sont réputées communes manquent en réalité dans les districts que nous étudions.

Une question se pose aussitôt : qu'est-ce donc qui exclut des districts littoraux et alluviaux les plantes ubiquistes, banales partout ailleurs? Les raisons sont multiples et nous en avons touché plusieurs dans le cours de ce travail.

Il y a d'abord l'absence de bois suffisamment anciens pour qu'une flore de sous-bois ait eu le temps de s'y installer (p. 359). C'est, par exemple, à ce facteur qu'il faut attribuer l'absence de *Carex remota*, une plante qui a une très large dispersion dans tout l'hémisphère boréal et qui n'a pourtant pas réussi à coloniser le moindre coin des districts littoraux et alluviaux. (Voir carte hors texte, 11.)

(¹) La liste contient quelques plantes que j'ai observées dans les dunes ou les polders. Ce sont notamment :

Allium vineale (dunes).
Orchis Morio (id.).
Viola hirta (id.).
V. odorata (id.).
Ægopodium Podagraria (id.).
Monotropa Hypopitys (id.).
Littorella uniflora (id.).
Rhamnus Frangula (polders).
R. cathartica (polders).
Teesdalia nudicaulis (sable à *Cardium*).
Ornithopus perpusillus (id.).
Vinca minor (id.).
Teucrium Scorodonia (id.).
Filago minima (id.).
Gnaphalium sylvaticum (id.).
Arnoseris minima (id.).

Les cartes 12 et 13 mettent en évidence un autre facteur : l'abondance variable du calcaire et des sels assimilables.

Nous savons par les tableaux *J* (p. 312), *K* (p. 314) et *L* (p. 322), que les sols des districts étudiés sont très diversement riches en calcaire et en sels nutritifs. Il n'y a guère que le sable à *Cardium* qui soit à la fois pauvre en calcaire et en sels; les dunes sont pauvres en sels, mais riches en calcaire; les polders sont riches en sels, mais trop pauvres en calcaire, tout au moins pour l'agriculture, puisqu'on est obligé de chauler les champs; les alluvions fluviales sont riches d'une façon générale; enfin, les alluvions marines, riches en sels nutritifs mais non en calcaire, sont rendues inaccessibles à la plupart des plantes par la trop grande concentration du milieu.

Examinons les cartes 12 et 13. La première montre que les plantes calcifuges sont totalement exclues des districts littoraux et alluviaux, sauf des quelques points qui correspondent aux dépôts de sable à *Cardium* (carte 1), tandis que plusieurs espèces, manifestement reconnues comme calcicoles, habitent les dunes. La carte 13 fait voir la coïncidence de la limite des plantes calcifuges avec celle des plantes qui exigent une alimentation très abondante, telles que *Scirpus maritimus* (p. 384) : celles-ci se tiennent d'un côté de la limite, tandis que les calcifuges restent de l'autre côté.

Il semble donc bien que les dunes ne sont pas hospitalières aux plantes calcifuges, et qu'il en est de même des polders, malgré leur pauvreté relative en calcaire. Dans le district poldérien c'est la surabondance de sels nutritifs qui écarterait les espèces calcifuges; ce fait confirme l'idée de M. Graebner (*1901*, p. 143), que l'on appelle calcifuges les espèces qui craignent non pas seulement le calcaire, mais l'excès de sels alimentaires en général (voir p. 317).

Les végétaux qui sont le plus nettement adaptés à vivre dans une eau pauvre en calcaire et en sels sont ceux des tourbières, par exemple, les *Sphagnum*, *Drosera*, et deux des espèces dont la distribution en Belgique est indiquée sur la carte 13 : *Elodes palustris* et *Calla palustris*. Aucune de ces espèces n'a réussi à pénétrer dans les districts littoraux et alluviaux.

C. — QUELLES ESPÈCES CONSTITUENT LA FLORE DES DISTRICTS LITTORAUX ET ALLUVIAUX.

Il y a d'abord un grand nombre d'espèces banales. M. DURAND (*1907*, p. 34) énumère 360 espèces qui ont été observées dans tout le pays. La liste géographique indique qu'il y a de nombreuses corrections à faire à cette énumération, et que beaucoup de plantes qui sont considérées comme étant uniformément répandues partout, font défaut aux districts littoraux et alluviaux, ou n'y habitent que des points isolés. Malgré ces restrictions, il reste encore un nombre considérable d'espèces banales, et ce sont celles-ci qui constituent le fond de la flore dans les districts où les conditions d'existence ne sont pas trop spéciales, c'est-à-dire dans les polders, dans les alluvions fluviales, et aussi, jusqu'à un certain point, dans les polders sablonneux.

Mais dans les dunes, et plus encore dans les alluvions marines, le milieu est tellement particulier que les plantes ubiquistes, à spécialisation faible, ont dû renoncer à lutter contre celles qui possèdent des structures tout à fait bien adaptées aux nécessités de l'existence. Aussi la flore des slikkes et des schorres ne compte-t-elle guère que des plantes spéciales à ce district.

Les dunes ont une végétation moins exclusive. Pourtant les énumérations faites par M. DURAND (*1907*, pp. 26-27) indiquent aussi pas mal de plantes particulières. Ajoutons que de nombreuses espèces des dunes littorales se retrouvent ailleurs sur les monticules de sable mouvant, par exemple, *Corynephorus*, *Ammophila*, *Carex arenaria*, qui colonisent aussi les dunes de la Campine et des Flandres. Il convient de faire remarquer également que sur les dunes littorales plusieurs plantes communes se sont transformées, non pas au point d'y constituer des espèces reconnues comme telles par tous les botanistes descripteurs, mais tout au moins en y donnant des variétés particulières. Le tableau *V* (p. 489) donne une liste des principales de ces variétés.

D. — Le coefficient générique.

M. Jaccard (¹) a introduit dans la géographie botanique une notion nouvelle, celle du coefficient générique. Il désigne ainsi le rapport du nombre des genres à celui des espèces qui entrent dans la composition d'une flore. D'une façon générale, dit-il, « le coefficient générique est d'autant moins élevé que les conditions écologiques (= éthologiques) des territoires comparés sont plus variées ». Lorsque ces conditions d'existence sont tout à fait uniformes, « seules les espèces ayant une adaptation étroite avec ce milieu réussissent à s'y maintenir. Entre plusieurs espèces d'un même genre, celles-là seulement qui possèdent l'adaptation la plus complète persistent, à l'exclusion des autres, si bien qu'en définitive la plupart des genres ne sont plus représentés que par une seule espèce. »

Examinons à ce point de vue les districts littoraux et alluviaux. Le tableau *U* donne le nombre des genres et des espèces pour plusieurs groupes de stations des districts considérés et aussi pour deux groupes de stations de la Campine. Pour faire des groupes nettement tranchés, j'ai supprimé partout les stations à limites mal définies, telles que les pannes humides (qui se confondent d'une part avec les pannes sèches, d'autre part avec les mares des dunes), les bords des fossés des polders, les pâturages humides du sable à *Cardium*, les bruyères humides et les bords des mares en Campine.

Le tableau *U* a été dressé à l'aide de la liste des associations, et pour la Campine à l'aide d'une liste analogue que j'ai donnée dans le compte rendu d'une herborisation à Genck (Massart, *1904*, 3). La terminologie adoptée était dans cette dernière liste, tout comme dans la liste des associations, celle du *Prodrome* de MM. De Wildeman et Durand : la compréhension du genre et

---

(¹) L'auteur résume ses recherches dans un article publié le 15 décembre 1907. On y trouvera aussi la bibliographie.

de l'espèce est donc partout la même et les résultats numériques sont comparables.

TABLEAU U.

Coefficients génériques.

	Genres.	Espèces.	Coefficient générique.
DUNES LITTORALES : plage, dunes mobiles, dunes fixées, pannes sèches, bosquets . . .	118	157	75
ID. : mares	32	40	80
ALLUVIONS MARINES : slikkes et schorres.	20	23	87
ID. FLUVIALES	57	84	68
POLDERS : digues	104	139	75
ID. : eaux des fossés et des canaux ; étangs . .	77	114	68
SABLE A CARDIUM : dunes, pâturages secs	50	62	81
—			
CAMPINE : bruyères sèches, dunes	20	21	96
ID. : étangs	26	37	70

Pour les groupes de stations étudiés, le coefficient générique suit l'ordre ascendant que voici :

Alluvions fluviales.	68
Eau des polders	
Étangs de la Campine.	70
Monticules et pannes sèches des dunes littorales. . .	75
Digues des polders	
Mares dans les dunes	80
Dunes et pâturages secs du sable à *Cardium*.	81
Alluvions marines.	87
Bruyères sèches et dunes de la Campine	96

L'inspection de ce tableau montre que les résultats numériques s'écartent sensiblement de ceux qu'a obtenus M. Jaccard. D'une façon générale, la flore aquatique a un coefficient généralement plus bas que les flores terrestres. Or, il est bien évident pourtant que la variété des conditions éthologiques est réduite au minimum dans les fossés, les étangs et les mares. Le nombre des espèces est aussi fort grand relativement à celui des genres sur les alluvions fluviales, tandis que sur les alluvions marines, où la diversité des milieux est au moins aussi grande, il y a presque autant de genres que d'espèces.

Mes observations ne s'accordent donc nullement avec l'idée de M. Jaccard. Quelle est alors la raison de l'élévation plus ou moins grande du coefficient générique? Elle réside, je pense, dans l'intensité de la lutte pour l'existence. Celle-ci est d'autant plus âpre qu'elle s'exerce entre organismes plus proches parents, puisqu'ils ont sensiblement les mêmes besoins et emploient les mêmes procédés pour exploiter le milieu. L'adage latin *homo homini lupus* ne s'applique pas seulement à l'espèce humaine; elle est vraie pour tous les êtres vivants quels qu'ils soient.

C'est donc entre individus de la même espèce que la concurrence vitale est la plus vive, puis entre espèces d'un même genre; elle est déjà moindre entre genres voisins.....

Appliquons cette notion à l'interprétation du tableau *U*. Inutile d'insister sur la rivalité intense qui s'établit entre individus frères : nul ne pourrait évaluer le nombre des individus qui succombent dans les luttes contre les individus de même espèce; nous ne possédons d'ailleurs aucun moyen de faire cette estimation, si ce n'est en comptant le nombre énorme de plantules qui lèvent chaque année et qui, presque toutes, meurent de privations. Qu'arrive-t-il lorsque des espèces voisines cohabitent sur un même terrain? Inévitablement celle qui est le plus exactement adaptée à ce milieu va supplanter progressivement toutes les autres et elle restera seule maîtresse du terrain. Comme des plantes appartenant à des genres distincts ont déjà des besoins moins identiques, et qu'elles subviennent à leurs besoins par des moyens différents, elles pourront plus aisément se supporter les unes les autres. Le résultat sera donc que chaque genre ne sera représenté que par une espèce ou par un petit nombre.

Mais il y a dans les districts littoraux et alluviaux certaines stations où la concurrence est assez faible : ce sont les fossés, les mares, les étangs.

En effet, dans l'eau, même calme, il y a des remous incessants qui remplacent l'eau déjà exploitée par de l'autre encore neuve : lorsqu'un *Potamogeton* a pris autour de lui toutes les matières nutritives disponibles, il n'a pas pour cela rendu ses environs immédiats inhabitables pour un autre *Potamogeton*, puisque les courants ont aussitôt entraîné le liquide épuisé et apporté une solution moins appauvrie. C'est pourquoi de nombreuses espèces de *Potamogeton*, *Carex*, *Lemna,* etc., peuvent vivre en mélange. Plus le renouvellement de l'eau est rapide, plus il y a d'espèces relativement aux genres : aussi les alluvions fluviales et les fossés de drainage, les canaux et les étangs des polders ont-ils un coefficient générique très bas. Les étangs de la Campine, à circulation plus faible, ont un coefficient un peu plus élevé. Dans les mares des dunes, généralement de petites dimensions, sans communication avec d'autres eaux, et où l'épuisement en matières assimilables se fait aisément sentir (p. 321), le coefficient générique est sensiblement plus élevé.

Je raisonne ici comme si la lutte pour l'existence chez les végétaux consistait uniquement en ce que chaque individu appauvrit le milieu qu'il habite et le rend ainsi impropre à nourrir ses voisins. Or, nous savons que d'après M. Whitney et ses collaborateurs (p. 305) il se passe un phénomène encore plus important : la plante empoisonne le sol autour d'elle et empêche ainsi ses concurrents de s'y établir. Seulement, le fait n'est pas aussi simple qu'il le paraît à première vue. En effet, tout l'ensemble des recherches faites par les botanistes américains montre que la nocivité des substances excrétées par une plante donnée varie beaucoup suivant les espèces qui sont soumises à ces poisons : sur tel végétal l'action nuisible est très intense, sur un autre elle est faible ou nulle.

Tout en admettant que la sécrétion de substances toxiques joue un rôle, peut-être prépondérant, dans la concurrence vitale, nous devons attendre que de nouvelles expériences nous aient éclairés sur la portée réelle de ce mode de combat dans chaque cas particulier.

E. — Les districts littoraux et alluviaux de la Belgique comparés a ceux des pays voisins.

Voyons à présent de quelle manière la flore des districts alluviaux et littoraux se poursuit dans les districts correspondants des pays limitrophes ([1]).

a) *Alluvions marines.* — Leur flore est sensiblement la même depuis la Normandie jusqu'en Norvège. Les photographies d'alluvions marines de la côte du Schleswig, données par M. Reinke (*1903*), montrent la similitude avec les nôtres. Mais dès qu'on entre en Bretagne, de nombreuses espèces d'origine méridionale s'ajoutent à celles qui existent aussi chez nous et la physionomie générale des alluvions marines change notablement. Ainsi, Lloyd (*1898*, p. III) énumère près de soixante espèces; si l'on tient compte de ce que plusieurs de ces plantes sont propres à la limite supérieure des alluvions, leur nombre est encore environ le double de celles qui constituent la flore de nos alluvions marines.

b) *Alluvions fluviales.* – Il n'est pas possible de dresser d'après les livres la liste des espèces qui composent la végétation des berges soumises aux marées. Aussi dois-je me contenter de donner la distribution du *Scirpus triqueter*, la seule espèce qui soit caractéristique de cette association ([2]). Elle habite les bords des fleuves à marée, depuis la France jusqu'en Danemark. Elle ne dépasse pas le Skagerrack vers le Nord et vers l'Est.

---

[1] Les renseignements sont tirés presque uniquement des *Flores* citées à la page suivante. Ils se rapportent au littoral de l'Europe occidentale, depuis l'estuaire de la Gironde jusqu'à la Norvège.

[2] Lorsque j'ai dressé la liste géographique, j'ai confondu dans la *Flore* de M. Coste *S. triqueter* L. (= *S. Pollichii* Gr. et Godr.) avec *S. triqueter* Gr. et Godr. (= *S. littoralis* Schrad). C'est le premier qui existe en Belgique; sa distribution doit être modifiée dans la liste géographique : existe en France dans le domaine atlantique et dans le domaine des basses-montagnes, tant à l'intérieur que sur le littoral.

c) *Polders.* — Ils s'étendent vers le S.-W. jusqu'au Calaisis, vers le N.-E. jusqu'en Danemark. Leur flore, d'ailleurs sans caractère particulier, est partout la même.

d) *Dunes littorales.* — C'est pour celle-ci que la comparaison présente le plus d'intérêt, à cause du nombre plus grand d'espèces qui composent leur flore, et aussi parce que toutes les flores indiquent d'une façon précise les espèces qui sont particulières aux dunes littorales.

Il y a un fonds de plantes qui restent les mêmes depuis l'embouchure de la Gironde jusqu'au S. de la Norvège : *Ammophila*, *Agropyrum junceum*, *Carex arenaria*, *Salsola Kali*, *Eryngium maritimum*, etc.; en outre, naturellement, beaucoup d'espèces ubiquistes. Vers la Bretagne, la flore s'enrichit beaucoup (Lloyd, *1898*, p. iv), un grand nombre d'espèces méridionales viennent s'y joindre aux espèces qui existent aussi chez nous. Vers le N.-E. il en est autrement : beaucoup de nos plantes deviennent de plus en plus rares, et finalement font défaut ou sont exceptionnelles : *Phleum arenarium* (carte 10), *Carex trinervis* (*ibidem*), *Euphorbia Paralias* (*ibidem*), *Calystegia Soldanella*, *Thesium humifusum*, etc.

Il est intéressant de voir comment s'est faite la dispersion de quelques variétés maritimes provenant d'espèces qui sont surtout répandues dans l'intérieur des terres. Le tableau *V* résume ces données. J'y joins à des variétés généralement reconnues comme telles, des plantes qui sont souvent considérées comme espèces, mais avec doute (*Juncus Gerardi* et *Ranunculus Baudotii*), ainsi qu'*Armeria maritima*, dont une variété (*A. elongata* ou *A. maritima elongata*) se trouve à l'intérieur des terres.

Le tableau est dressé à l'aide des livres suivants, que je cite dans l'ordre des colonnes : Lloyd, *1898;* Gadeceau, *1903;* de Brébisson, *1859;* Masclef, *1886;* Oudemans, *1872-1874;* Buchenau, *1891*, Lange, *1886-1888;* Hartman, *1889;* Ascherson und Graebner, *1898-1899;* Babington, *1881*.

TABLEAU V.

Répartition géographique des principales variétés maritimes.

Indications : + = la variété existe sur le littoral.
Manque = l'espèce (type) existe dans l'intérieur, mais non (la variété) sur le littoral.
Type? = l'espèce existe sur le littoral, mais on ne renseigne pas que ce soit une variété spéciale.
Pas = l'espèce fait défaut, aussi bien le type que la variété.

	Ouest de la France.	Belle-Isle en-Mer.	Normandie.	Pas-de-Calais	Neerlande.	Iles de la Frise orient.	Danemark.	Scandinavie.	Allemagne orient.	Angleterre.
Koeleria cristata arenaria Lej. (Dunes).	+	Pas.	+	+	+	Pas.	Manque.	Pas.	Manque.	Manque?
Festuca rubra arenaria Koch. (Id.) . .	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Juncus Gerardi = *J. compressus Gerardi* Crép. (Schorre)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ranunculus Baudotii = *R. aquatilis Baudotii* Crép. (Polders)	+	+	+	+	+	+	Manque.	Manque.	+	+
Thalictrum minus dunense (*Th. dunense* Dmrt) (Dunes)	Manque.	Pas.	Manque.	+	+	+	Manque.	Type ?	Manque.	+
Ononis repens maritima Durand (Id.).	+	+	+	+	+	+	Manque.	Manque.	Manque.	+
Anthyllis Vulneraria maritima Koch. (Id.)	Type ?	Type ?	+	+	+	+	+	Manque.	+	Manque?
Viola tricolor sabulosa DC. (Id.) . . .	Manque.	Manque.	+	+	+	+	+	Manque	Manque.	+
Armeria maritima Willd (non *elongata*) (Schorre)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Galium verum littorale Bréb. (Dunes).	+	Pas.	+	+	+	Type ?	+	Manque.	Manque.	Manque.

Il donne en raccourci une idée de la flore dunale toute entière : certaines de nos plantes vont jusqu'aux confins du littoral de l'Europe, vers le N.-E. et le S.-W; plusieurs n'arrivent pas même jusqu'au Danemark; il en est dont l'aire de dispersion ne s'étend pas bien loin vers le S.-W. ni le N.-E. : *Thalictrum minus dunense*, *Viola tricolor sabulosa*.

⁂

Presque toutes nos espèces des dunes littorales atteignent donc l'W. de la France, tandis que beaucoup d'entre elles s'arrêtent en Neerlande ou en Allemagne. Ceci nous montre déjà que c'est surtout avec les dunes françaises que les nôtres ont de l'analogie. Cette conclusion devient encore beaucoup plus évidente quand on considère un autre point : la nature des plantes qui, sur les dunes de l'Allemagne et du Danemark, remplacent celles des nôtres qui n'arrivent pas jusque là.

J'ai eu l'occasion, en 1903, de visiter un grand nombre de points du littoral entre le Pas-de-Calais et le Jutland. Rien n'est plus frappant que le contraste entre les dunes de Blaavands Huk (Danemark) ou de Sylt (Frise septentrionale) et celles de notre pays. Là-bas toute l'attention est captivée par les gros buissons de *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, *Cytisus scoparius*, qui forment aux monticules de sable un revêtement souvent continu. Dans les fonds, où l'humidité est à peu près la même que dans nos pannes, il y a *Gentiana Pneumonanthe*, *Drosera rotundifolia*, *Sphagnum*, *Rhacomitrium canescens*, etc.

Plus près de nous, ces espèces restent abondantes jusque dans les îles de la Frise occidentale, au N. de la Neerlande; elles disparaissent dans la Hollande méridionale près des embouchures de la Meuse et du Rhin. La carte 14 (dressée d'après les *Planten-Kaartjes* de MM. Goetharts et Jongmans) montre que vers ce point se rencontrent, d'une part, de nombreuses espèces qui ne vont pas plus loin vers le S., et, d'autre part, celles qui atteignent ici la limite septentrionale de leur aire de dispersion. Il est à remarquer que les espèces du N. qui s'arrêtent en Hollande sont en grande partie calcifuges tandis que les méridionales sont surtout calcicoles.

Cette séparation entre une flore septentrionale de dunes et une flore méridionale pourrait bien être un legs des périodes glaciaires du Pleistocène (p. 181). La carte 6 (hors texte) montre que les glaciers de la Scandinavie se sont avancés jusqu'à la Hollande méridionale; ils ont naturellement fait subir au pays une modification profonde auxquelles ont échappé les contrées situées au S. Tout le sol de la Neerlande septentrionale est couvert d'une couche de sable d'origine glaciaire, le « skandinaafsch diluvium » des géologues hollandais.

Les dunes de toute la région qui a été enfouie sous les moraines des glaciers scandinaves sont naturellement formées de ce sable glaciaire. Or celui-ci a une structure physique et chimique bien différente de celle du sable qui constitue nos dunes littorales. La grosseur des grains est très frappante (¹). Quant à la composition chimique du sol, voici (à la page suivante) une analyse donnée par M. Hansen, *1901*, page 57.

On voit par cette analyse que les dunes de Borkum (île de la Frise orientale) sont notablement moins riches en chaux que celles de la Belgique. D'ailleurs comme les landes couvertes des moraines scandinaves en Néerlande, en Allemagne et en Danemark sont uniformément garnies des bruyères, c'est-à-dire d'associations calcifuges, il était logique de supposer que des dunes qui sont formées de ce sable glaciaire sont également pauvres en chaux.

Ajoutons que les Mollusques Lamellibranches et Gastropodes semblent être peu nombreux sur les côtes de la Néerlande septentrionale, de l'Allemagne et du Danemark, puisqu'on n'y rencontre jamais les énormes accumulations de coquillages qui sont si fréquentes sur l'estran en Belgique et qui, entraînées dans les dunes par les tempêtes, enrichissent le sable en calcaire.

La ligne qui limite vers le S. l'extension des plantes calcifuges des dunes et celle qui marque la limite méridionale du grand glacier scandinave (carte 6) ont la même allure générale que celle

---

(¹) On trouvera des déterminations précises dans Gerhardt, *1900*, p. 35, et dans Ramann, *1905*, p. 67.

TABLEAU W.

Analyses de sables des dunes de Borkum (1,000 parties).

	Sable pur d'une dune proche de la plage.	Sable chargé d'humus d'une panne.
Soluble dans HCl dilué :		
Azote total	0.400	0.464
Oxyde de fer et alumine	2.360	2.715
Chaux	0.350	0.515
Magnésie	0.351	0.418
Potasse	0.679	0.354
Acide phosphorique	0.160	0.192
Acide sulfurique	0.086	0.038
Pas de chlorure de sodium.		
Insoluble dans HCl dilué :		
Silice	974.5	
Silicates de fer et d'aluminium	23.5	
Silicates alcalins	2.0	

qui indique, d'après M. Drude, *1892*, la séparation de la flore septentrionale et de la flore méridionale du domaine des plaines de l'Europe N. W. (voir la carte hors texte 9) : au N. de la ligne de séparation beaucoup de plantes septentrionales vivent dans la plaine ; au S. elles ne se rencontrent que sur les montagnes. D'après ce que je viens de dire, la position de cette ligne s'expliquerait peut-être par la nature des terrains superficiels, qui sont différents des deux côtés.

CHAPITRE V.

ORIGINE DE LA FLORE

Jusqu'ici nous nous sommes occupé presque uniquement de faits précis, faciles à vérifier. Il n'en est plus de même pour la dernière partie de ce travail. Tout ce qu'on peut dire au sujet de l'origine des flores littorales et alluviales est naturellement hypothétique.

Pourtant ne nous alarmons pas du caractère purement théorique de ce chapitre : aussi longtemps qu'on sait qu'une hypothèse est une hypothèse, elle ne peut pas vicier la science ; elle ne devient dangereuse qu'à partir du moment où on oublie qu'elle est provisoire.

Toutes les déductions que l'on fait quant à l'origine d'une flore sont basées sur l'idée que voici :

Chaque espèce organique a pris naissance par l'évolution d'une autre espèce; cette transformation s'est accomplie en un point déterminé de la terre et la nouvelle espèce s'est étendue de là sur une aire plus ou moins grande. Pour établir l'origine de la flore d'un pays, on recherche donc d'où est venue chacune des espèces qui composent la flore.

Or, cette idée fondamentale est peut-être inexacte. Les recherches de M. de Vries (*1901-1903*) ont montré qu'une même espèce peut se former, non une fois mais plusieurs fois, en des points distincts, et même aux dépens de parents différents. Ainsi, pour ne citer qu'un exemple, dans les cultures de M. de Vries, *Oenothera rubrinervis* a pris naissance soixante-six fois, pendant les années 1890 à 1900, aux dépens d'*O. lamarckiana*, *O. laevifolia*, *O. lata*, *O. oblonga* et aussi aux dépens de plusieurs hybrides entre les espèces citées et d'autres (de Vries, *1901-1903*, vol. I, p. 234).

L'importance de ces recherches pour la géographie botanique est discutée par M. de Solms-Laubach (*1905*, p. 140), M. Briquet, (*1906*, p. 134), M. Christ (*1907*, appendice, p. 71). On y trouvera les arguments pour et contre développés par des géobotanistes plus expérimentés que moi (1).

Je crois donc inutile de reprendre ici la discussion. Toutefois, je crois que dans l'impossibilité où nous sommes de préciser où, comment et à combien de reprises ont pris naissance les plantes qui peuplent une contrée, nous devons continuer à raisonner comme si chaque espèce ne s'était formée qu'une seule fois et en un seul point, et comme si elle s'était irradiée de là, — tout en sachant que ce raisonnement pourrait être vicieux.

⁂

Lorsqu'une espèce n'occupe qu'un pays restreint, c'est-à-dire quand elle est endémique, deux cas peuvent se présenter : ou bien elle est née sur place et n'a pas eu l'occasion de s'étendre plus loin; ou bien elle a eu une distribution plus grande mais s'est éteinte partout ailleurs.

Pour les plantes dont l'aire de dispersion déborde notablement la contrée envisagée, l'hypothèse de leur création dans ce pays n'est pas nécessairement écartée; pourtant il est bien certain que dans la majorité des cas, elles ont pris naissance ailleurs et sont venues de là.

Nous savons que certaines espèces sont très anciennes géologiquement, et existaient déjà pendant le Pliocène ou le Pleistocène; parmi elles il s'en trouve peut-être qui ont persisté aux mêmes endroits depuis lors, et qui sont donc des reliques géologiques. D'autres encore sont immigrées récemment de régions plus ou moins éloignées.

La flore d'un pays a donc trois sources distinctes : *a*) certaines espèces se sont formées sur place et ne se sont pas beaucoup dispersées; *b*) d'autres existaient déjà à des époques géologiques antérieures et se sont simplement perpétuées; *c*) enfin il y en a qui se sont installées dans le pays depuis un temps assez court.

---

(1) M. de Vries lui-même s'occupe incidemment de cette question (*1907*, p. 336), sans se prononcer en aucune façon.

Nous allons essayer maintenant de démêler quelle est la part de chacun de ces facteurs dans la constitution des flores littorales et alluviales.

A. — Espèces endémiques.

Je ne pense pas qu'il existe une seule plante qui soit propre aux districts littoraux et alluviauxde notre pays. Sans doute, Du Mortier (*1869*) a décrit plusieurs plantes qui n'ont pas été signalées ailleurs; ce sont notamment : divers *Suaeda* et *Salicornia* dont il a été question à la page 432; *Myosotis oraria, Ranunculus caespitilius* et *Agrostis salina*. Mais des expériences de culture que j'ai effectuées dans le terrain expérimental du Jardin Botanique, à Coxyde, m'ont montré que les trois dernières plantes citées ne sont que de simples accommodats aux conditions que les végétaux rencontrent dans les dunes, notamment à la pauvreté des sels assimilables.

Il suffit, en effet, de les mettre dans un sol plus favorable pour que leur nanisme, qui est l'un de leurs caractères les plus importants, disparaisse aussitôt : *Myosotis oraria* redevient *M. lingulata*, *Ranunculus caespilitius* redevient *R. Flammula* et *Agrostis salina* redevient *A. alba*. Le cas est exactement le même que celui de *Polygonum amphibium maritimum* qui habite les dunes sèches et n'est aussi qu'un accommodat xérophile de *P. amphibium*. (Voir Massart, *1902*.)

Parmi les espèces linnéennes, et parmi les petites espèces ou variétés énumérées dans le tableau *V* (p. 489), aucune n'est spéciale à notre pays. Celle qui a l'aire la moins étendue est *Thalictrum minus dunense*, qui ne s'étend vers le N.-E. que jusqu'aux îles de la Frise orientale, et vers le S.-W. que jusque dans le Pas-de-Calais. Dans l'intérieur de notre pays, cette espèce n'existe qu'en un très petit nombre de points, tandis qu'elle est beaucoup plus répandue en Normandie et dans la majeure partie de la France; je pense donc que la variété littorale s'est formée en France plutôt que chez nous.

B. — Reliques géologiques.

Il n'y a pas fort longtemps que l'on se rend compte de l'importance des flores passées pour la compréhension des flores actuelles. C'est, je pense, M. Engler (*1879-1882*) qui a le premier essayé de faire la synthèse de ce qui était connu et d'appliquer les faits paléontologiques à l'interprétation des domaines floristiques d'aujourd'hui. Le même auteur a donné en *1899* (p. 195 du tiré à part), un nouveau tableau d'ensemble des progrès de nos connaissances. M. Flahault (*1903*) insiste aussi sur l'intérêt de ces études. Lors du Congrès international de Botanique de Vienne en 1905, plusieurs savants se sont occupés du Pleistocène et de l'origine paléontologique des flores de l'Europe : MM. Penck (*1906*), Engler (*1906*), Andersson (*1906*), Weber (*1906*), Drude (*1906*), Briquet (*1906*), Beck von Managetta (*1906*).

Depuis lors, M. Laurent (*1906*) a encore fait un résumé général de la paléontologie végétale du tertiaire (¹).

Tous ces auteurs sont d'accord sur ces faits principaux : beaucoup de nos espèces présentes existaient déjà pendant le Pleistocène; il y a eu plusieurs glaciations successives, séparées par des pauses interglaciaires pendant lesquelles le climat était même parfois plus chaud qu'à l'époque actuelle.

Qu'il me suffise d'indiquer cette voie nouvelle où la paléobotanique et la géobotanique collaborent, et d'ajouter que nous possédons aussi en Belgique de beaux dépôts de tourbe pleistocène dont l'étude serait sans doute fort intéressante pour la connaissance de l'origine de la flore. Il est inutile d'insister d'avantage sur ces faits; en effet, d'après ce qui a été exposé dans la première partie de ce travail (pp. 173 ss.) il ne peut y avoir dans les districts littoraux et alluviaux aucune espèce ayant vécu aux mêmes endroits

---

(¹) On trouvera aussi des listes de plantes pleistocènes dans Weber (*1896*), Fliche (*1897*), Fliche, Bleicher et Mieg (*1894*), Reid C. and Reid E.-M. (*1908*).

pendant le Pliocène, puisque ces territoires ont été tour à tour émergés et enfouis sous les eaux pendant le Pleistocène; encore faut-il ajouter qu'à cette époque, notre pays a subi de telles variations de climat (voir le tableau de la page 181), que la plupart des espèces de la plaine ont dû être détruites. Ce n'est guère que dans l'Ardenne, qui est restée émergée depuis le Miocène (fig. 1 à 8), et dans la Campine, qui n'a plus été inondée depuis le Campinien (fig. 5), que l'on peut s'attendre à rencontrer des espèces qui datent du Pleistocène moyen, c'est-à-dire des plantes qui étaient venues dans notre pays lors des refroidissements glaciaires.

M. FREDERICQ (*1904*) cite un grand nombre d'espèces subalpines et boréales qui habitent la haute Ardenne. Beaucoup de ces plantes se retrouvent aussi en Campine; quelques-unes sont exclusives à l'Ardenne et à la Campine (par exemple, *Vaccinium uliginosum, Arnica montana*), d'autres ne se retrouvent ailleurs que d'une façon exceptionnelle. C'est précisément la persistance d'un nombre considérable d'espèces glaciaires qui distingue la Campine de la Flandre.

C. — ESPÈCES IMMIGRÉES.

Il ne reste donc à examiner que la troisième des sources d'où peut provenir une flore, c'est-à-dire l'immigration.

La première question qui se pose est celle-ci : Depuis quand les districts littoraux et alluviaux sont-ils ouverts à la colonisation par des espèces étrangères? Rappelons brièvement ce qui a été dit dans le chapitre premier.

A la fin du Pleistocène, toute la basse Belgique était occupée par la mer flandrienne (fig. 8). Tous les districts littoraux et alluviaux actuels étaient donc au fond de cette mer. Celle-ci était peut-être bordée de dunes, les estuaires des fleuves qui s'y jetaient étaient peut-être garnis d'alluvions marines, et les fleuves eux-mêmes déposaient peut-être des alluvions fluviales; mais ces formations géologiques ne nous sont pas connues d'une façon certaine. En tout cas, la végétation que portaient ces dunes et alluvions hypothétiques était sans aucun doute bien différente de celle que nous connaissons actuellement, car le Flandrien correspond à une période de froid intense, ainsi que le montre le tableau de la page 181.

Puis la mer flandrienne se retira devant l'exhaussement du sol. Elle recula même au delà de la côte actuelle de la mer du Nord (p. 182). Sur le terrain bas, presque horizontal, sablonneux, qui fut mis à nu lors du retrait des eaux flandriennes, s'installa une végétation qui nous est connue par les tourbières (voir plus loin, p. 500).

Vers le début de notre ère, ou pendant les tout premiers siècles, commença un mouvement de descente du sol, qui permit de nouveau à la mer de s'avancer sur les terres. Dans toute la zone inondée, la végétation marécageuse de la plaine flandrienne fut détruite par l'eau marine transformée en tourbe, et recouverte des sédiments poldériens (p. 185).

Plus tard encore, vers le VIII^e siècle, les dunes se formèrent sur leur emplacement actuel, et dès le siècle suivant une partie des polders était endiguée et livrée à la culture.

Nous pouvons maintenant répondre à la question posée plus haut : depuis quelle époque les dunes, les polders et les alluvions occupent-ils leur position actuelle et se trouvent-ils dans les mêmes conditions d'existence que maintenant ?

Les dunes littorales les plus anciennes datent du VIII^e siècle ; mais il en est d'autres qui sont beaucoup plus récentes, et qui ne se sont formées qu'au XVIII^e siècle (p. 370) ; même dans la partie occidentale de la côte, il en naît tous les ans de nouvelles (p. 371).

Les alluvions marines sont les restes très réduits des schorres et slikkes qui couvrirent toute la plaine poldérienne jusqu'au VIII^e ou IX^e siècle. Les endiguements successifs amoindrirent les surfaces exposées aux inondations marines jusqu'à ne leur laisser que leur étendue actuelle.

Les alluvions fluviales sont sans doute la continuation directe de celles qui occupaient les bords des affluents de la mer flandrienne; mais elles ne sont dans leur situation présente que depuis les endiguements des polders fluviaux, commencés au IX^e^ siècle (p. 195).

Les premiers polders datent du VIII^e^ ou IX^e^ siècle, mais on en endigue encore chaque année.

Les polders sablonneux, formés de sable à *Cardium*, sont postérieurs au XII^e^ siècle (p. 192).

a) *Dunes littorales.*

Les associations qui couvrent les sables littoraux ont nettement une origine multiple. La plupart des plantes existent aussi dans les autres districts et y sont le plus souvent fort répandues. D'autres sont, au contraire, propres aux dunes; parmi ces dernières, il y a encore lieu de distinguer celles qui ne se présentent dans les dunes que sous la forme de variétés spéciales, se laissant rattacher sans peine à des espèces ubiquistes, et celles qui constituent des espèces tout à fait particulières.

Les plantes qui ne sont en aucune façon particulières et qui se rencontrent sur les dunes comme partout ailleurs, peuvent être considérées logiquement comme provenant des districts voisins; au contraire, les espèces propres aux dunes viennent probablement des dunes littorales d'autres pays. Il y a donc lieu de distinguer une immigration prochaine et une immigration lointaine.

1. Immigration prochaine. — Avant que n'eût commencé l'affaissement du sol qui se poursuit depuis l'époque romaine, des dunes se dressaient sans doute au bord de la mer. Depuis lors elles ont reculé sans cesse jusqu'au VIII^e^ siècle. La végétation actuelle des dunes littorales peut-elle être considérée comme la continuation directe de celle de ces monticules primitifs?

Cet ancien bourrelet de dunes était en contact immédiat avec les sables flandriens, et pouvait recevoir d'eux des espèces végétales. Mais quelles étaient les plantes qui garnissaient le district flandrien d'alors? Nous pouvons nous en rendre compte par les espèces qui forment la tourbe post-flandrienne, maintenant recouverte des sédiments poldériens (phot. 133, 135), et aussi par les associations qui habitent les endroits encore incultes du Flandrien actuel.

Voici la liste des espèces que j'ai rencontrées dans les tourbières de Caëskerke et de Ramskapelle :

Sphagum div. sp.
Polytrichum gracile (1).
Hypnum cuspidatum (1).
H. aduncum (1).
Polystichum Thelypteris.
Pinus sylvestris (2).
Scirpus lacustris.
Myrica Gale.
Salix repens.
Betula alba.
Alnus glutinosa.
Quercus pedunculata.
Calluna vulgaris.

M. De Bray (*1873*) signale dans les tourbières du nord de la France, correspondant aux nôtres, des Mousses, des Joncacées, des Typhacées, des Equisétacées, des graines d'*Iris*, le Bouleau, le Saule, le Noisetier, l'Épine (? *Mespilus monogyna*), le Buis (?), le Noyer (?), le Sapin (c'est sans doute le Pin), le Chêne, le Frêne.

La nature de la végétation qui a été transformée en tourbe n'est pas douteuse : c'est une association de marécages pauvres en calcaire et en sels assimilables. D'ailleurs des associations analogues se retrouvent dans les rares coins de la Flandre qui n'ont pas encore été bouleversés pour la mise en culture, par exemple près de Thourout, au Sasput, dont la flore a été étudiée par M. Mac Leod (*1892*), ainsi qu'en divers points de la forêt de Houthulst, au Kraenepoel (voir Vander Meersch, *1874*), et entre Beernem et Waerdamme.

D'ailleurs tout nous indique que la Flandre a été jadis couverte tout entière de bruyères et de marais. (Voir notamment : Blanchard, *1906*, p. 336; P. Errera, *1891*, pp. 237 et 433; Andries, *1864-1865*; De Hoon, *1852*, pl. VII.)

Dans presque tous les pays sablonneux les vents soulèvent le sable en dunes. La plupart des plantes habitant les sables secs s'adaptent aisément à vivre sur les monticules plus ou moins mouvants. Des dunes continentales, garnies d'une végétation variée, existent en beaucoup d'endroits de la Terre. Celles du lac Michigan, qui ont été décrites par M. Cowles (*1899*) et par M. de Vries (*1907*), possèdent une flore très riche qui est composée en partie de plantes banales du voisinage (par exemple : *Achillea Millefolium* et *Koeleria cristata*), en partie d'espèces qui ne se rencontrent que sur les dunes maritimes ou continentales : *Lathyrus maritimus, Ammophila arenaria.* Plus intéressantes pour nous sont les dunes qui bordent le lac de Genève, étudiées par M. Chodat (*1902*), et surtout celles de la Flandre et de la Campine. Il y a aussi en Norvège des dunes continentales qu'il peut être utile de comparer avec les nôtres (Resvoll, *1906*); le climat très rude auquel elles sont soumises rend compte de leur pauvreté en espèces.

---

(1) Les Bryées ont été déterminées par M. Bouly de Lesdain.

(2) Le Pin sylvestre, qui a vécu chez nous jusque pendant les premiers siècles de notre ère a disparu ensuite totalement et ne fait plus partie de notre flore indigène actuelle. Un fait analogue s'est passé en Champagne : M. Fliche (1899) a reconnu le Pin dans des dépôts datant environ de l'époque du Mammouth; plus tard, il s'y est également éteint.

La liste ci-après indique quelques espèces de nos dunes qui se retrouvent soit en Flandre et en Campine, soit sur les dunes du lac de Genève, soit sur celles de la Norvège. Je laisse de côté les plantes des mares pour ne considérer que celles des dunes et des pannes.

Cette liste s'allongerait encore beaucoup si nous possédions des énumérations complètes des plantes qui colonisent les dunes continentales. Telle qu'elle est, elle montre déjà nettement qu'une partie importante de la flore de nos dunes littorales dérive simplement du district sablonneux le plus voisin, c'est-à-dire du Flandrien. Les seules plantes des dunes flandriennes qui ne soient pas passées aux dunes littorales sont celles qui craignent le calcaire : *Spergula Morisonii*, *Nardus stricta*, *Calluna vulgaris*, etc. Quelques-unes d'entre elles se sont arrêtées sur les dunes de sable à *Cardium.*

⁂

L'association la moins caractéristique de toutes, au point de vue du nombre des espèces propres, est celle des bosquets. Elle n'a aucune plante spéciale au littoral.

Quelques plantes des dunes et du sable à Cardium *habitant aussi des dunes continentales.*

	Campine et Flandre.	Lac de Genève.	Norvège.
Polypodium vulgare		+	
***Agrostis vulgaris*	+		+
***Ammophila arenaria*	+		
**Aira caryophyllea*	+		
***Corynephorus canescens*	+		
***Festuca ovina*	+		+
***F. rubra*	+	+	+
Bromus tectorum		+	
**Nardus stricta*	+		
Agropyrum repens		+	
Scirpus Holoschoenus		+	
***Carex arenaria*	+		
***Luzula campestris*	+		
Allium vineale		+	
***Salix repens*	+		
Humulus Lupulus		+	
***Rumex Acetosella*	+		+
Silene nutans		+	
***Cerastium caespitosum*	+		

---

* Les plantes spéciales au sable à *Cardium* sont marquées *.

** Celles qui habitent à la fois les dunes et le sable à *Cardium* sont marquées **.

Quelques plantes des dunes et du sable à Cardium *habitant aussi des dunes continentales* (suite).

	Campine et Flandre.	Lac de Genève.	Norvège.
Cerastium glomeratum	+		
***Arenaria serpyllifolia*	+		
**Scleranthus perennis.*	+		
***Ranunculus bulbosus*	+		
**Teesdalia nudicaulis.*	+		
***Draba verna*	+	+	
Arabis hirsuta		+	
***Sedum acre*	+		
***Potentilla reptans*	+		
Ononis repens.		+	
**Trifolium arvense.*	+		
**Ornithopus perpusillus*	+		
Polygala vulgaris		+	
Helianthemum Chamaecistus		+	
Viola hirta		+	
Lythrum Salicaria		+	
**Calluna vulgaris.*	+		+
Ligustrum vulgare		+	
***Myosotis hispida*	+		

---

* Les plantes spéciales au sable à *Cardium* sont marquées *.

** Celles qui habitent à la fois les dunes et le sable à *Cardium* sont marquées **.

Quelques plantes des dunes et du sable à Cardium *habitant aussi des dunes continentales* (suite).

	Campine et Flandre.	Lac de Genève.	Norvège.
***Thymus Serpyllum*	+	+	
Veronica officinalis	+		
V. Chamaedrys	+		
Asperula cynanchica.		+	
***Galium verum*	+		
***Jasione montana*.	+	+	
Erigeron acre.	+		
**Filago minima*	+		
**Gnaphalium sylvaticum*.	+		
***Achillea Millefolium*	+	+	
Carlina vulgaris.	+		+
***Hypochoeris radicata*	+		
***Leontodon autumnalis*	+		
***Crepis virens*.	+		
***Hieracium Pilosella*.	+		

Les pannes sèches et les pannes humides sont également assez peu caractéristiques. Cinq de leurs plantes seulement sont spéciales aux littoraux : *Carex trinervis*, *Juncus maritimus*, *Thesium humifusum*, *Erythraea linariifolia*, *Gentiana Amarella* [1]. C'est d'ailleurs dans les bosquets et les pannes que les conditions d'existence se rapprochent le plus de celles qui existent dans les fonds humides des Flandres et de la Campine.

---

* Les plantes spéciales au sable à *Cardium* sont marquées *.

** Celles qui habitent à la fois les dunes et le sable à *Cardium* sont marquées **.

Au contraire toutes les espèces de la plage (*Agropyrum junceum*, *Atriplex littoralis*, *A. laciniata*, *Salsola Kali*, *Arenaria peploides*, *Cakile maritima*) sont propres aux littoraux. L'association des dunes mobiles contient aussi une proportion notable de plantes spéciales : quatre (*Festuca rubra arenaria*, *Elymus arenarius*, *Euphorbia Paralias*, *Calystegia Soldanella*) sur neuf.

Les dunes fixées, qui ont la flore la plus nombreuse et la plus variée, ne possèdent que trois espèces strictement littorales (*Agropyrum acutum*, *Asparagus officinalis* et *Cerastium tetrandrum*), et quelques variétés littorales de plantes communes (voir le tableau *V*, p. 489).

Les espèces qui viennent d'être citées ne se rencontrent en aucun pays loin de la mer. Elles se sont donc certainement transportées d'un point à l'autre le long des littoraux. A côté d'elles, il en est encore d'autres qui ont dû immigrer chez nous d'un point de départ éloigné : ce sont celles qui tout en étant en Belgique confinées au littoral, habitent ailleurs l'intérieur des terres; ce sont, par exemple, *Asparagus officinalis*, *Hippophaës rhamnoides*, *Phleum arenarium*.

2. Immigration lointaine. — C'est de ces espèces exclusivement littorales, au moins en Belgique, que nous allons maintenant nous occuper.

Le premier point à considérer est celui-ci : quels sont les littoraux dont le climat correspond à celui de la côte belge? Cette question a déjà été traitée plus haut (p. 237); contentons-nous de rappeler nos conclusions.

---

[1] Cette énumération, de même que les suivantes, sont faites d'après la liste des associations.

La pluie et l'humidité sont à peu près les mêmes partout, depuis la Bretagne jusqu'en Norvège; dans la Baltique, la pluie est moins abondante (carte 5); mais le diagramme 4 I montre que la différence est peu appréciable. La pointe du Finistère est beaucoup plus pluvieuse.

L'hiver est sensiblement plus doux dans le Finistère et plus rude dans la Baltique.

Le long de la côte N.-W., de la Bretagne à la Norvège, la température baisse progressivement (carte 7, diagrammes 2 E, 3 G). En été il fait le plus chaud à Brest et à Memel; ailleurs la température est à peu près égale partout (¹) (diagrammes 2 D, 3 F). L'été est le plus long à Brest, le plus court à Memel, à peu près égal dans les autres stations étudiées (diagramme 3 H). Nous pouvons donc résumer ainsi ce qui vient d'être dit au point de vue thermique : Brest a un climat plus méridional; Memel, un climat plus continental; depuis la Bretagne jusque dans le S. de la Norvège, les étés se ressemblent, mais non les hivers : ceux-ci deviennent de plus en plus rudes à mesure qu'on se dirige vers le N.-E. Bref, ce sont les froids de l'hiver plutôt que les chaleurs de l'été, qui décideront de l'acclimatation des plantes dans les divers points du littoral N.-W. de l'Europe moyenne (²).

Ces données météorologiques n'acquièrent de l'importance que lorsqu'on en a opéré la synthèse. Malheureusement, nous ne connaissons pas d'une façon assez précise les exigences des végétaux vis-à-vis des divers éléments du climat, pour pouvoir attribuer à chacun de ces facteurs son importance relative. D'ailleurs, il est certain que pour telle plante c'est la pluie qui est la chose importante (³), tandis que telle autre ne peut vivre

---

(¹) La carte 7, qui donne les isothermes de juillet et non les maxima, traduit mal ces conditions.

(²) La comparaison des cartes 7 et 9 montre que pour l'intérieur des terres ce sont plutôt les chaleurs de l'été qui règlent les aires de dispersion des végétaux.

(³) Une jolie démonstration de l'importance de la pluie pour une plante est donnée par M. Meinardus (d'après M. Börnstein, *1906*, p. 98) : l'importance de qu'entre certaines limites très strictes de température, que, pour une troisième, ce sont au contraire les exigences vis-à-vis de la lumière qui règlent la distribution géographique (1), et que d'autres ne peuvent se maintenir que dans les endroits très calmes... Encore faudrait-il pouvoir subdiviser chacun de ces facteurs, car une plante qui est indifférente aux fortes chaleurs de l'été, peut être très sensible aux baisses de température en hiver (2), alors que sa voisine supporte impunément le froid, mais exige une haute température en été (3). Considérons maintenant que des plantes appartenant aux diverses catégories que nous venons d'exquisser vivent côte à côte dans un même pays, et nous comprendrons à quelles difficultés on se heurte lorsqu'on essaie de diviser la Terre en régions géobotaniques. Il ne faut donc pas s'étonner si les auteurs ne s'accordent pas complètement sur les limites des diverses régions.

Un très intéressant essai de synthèse des climats géobotaniques a été fait par M. KÖPPEN (*1900*). D'après sa carte, dont la partie relative à l'Europe est reproduite dans notre carte 8, le climat de la côte est le même depuis l'embouchure de la Gironde jusqu'au S. de la Norvège, sauf au Finistère où il est plus chaud et plus humide.

La carte de M. DRUDE (*1892*), qui est reproduite sur notre carte 9, montre également que les conditions climatiques sont sensiblement les mêmes depuis la Bretagne jusque dans le S. de la Norvège. Elle ne s'écarte de celle de M. KÖPPEN que pour le Finistère et le littoral du golfe de Gascogne.

La répartition géographique des plantes exclusivement littorales, telle qu'elle est donnée par la liste géographique, montre que la plupart de ces espèces sont répandues beaucoup plus loin vers

---

la récolte d'Avoine (*Avena sativa*) en Prusse est proportionnelle à la quantité de pluie qui tombe de mars à juin.

(1) Par exemple *Carex remota* (voir p. 480 et carte 11).

(2) Par exemple *Phleum arenarium*, etc. (voir p. 215 et carte 10).

(3) Par exemple la Vigne (p. 218).

le S.-W. que vers le N.-E. C'est ce qu'indique encore mieux la liste suivante (¹) :

1. Espèces qui atteignent la région méditerranéenne, mais non la région arctique :

Phleum arenarium,	jusqu'en	Norvège S. (²).
Agropyrum acutum,	»	Danemark.
A. junceum,	»	Norvège S.
Juncus maritimus,	»	Danemark.
Asparagus officinalis,	»	»
Atriplex littoralis,	»	Norvège.
A. laciniata,	»	»
Salsola Kali,	»	»
Cerastium tetrandum,	»	»
Euphorbia Paralias (²),	»	Hollande.
Hippophaës rhamnoides (³),	»	Norvège.
Eryngium maritimum,	»	»
Calystegia Soldanella,	»	Allemagne (⁴).

2. Espèces qui atteignent la région arctique, mais non la région méditerranéenne :

Elymus arenarius,	jusqu'en	France W.
Arenaria peploides,	»	»
Erythraea linariifolia,	»	Normandie.
Gentiana Amarella,	»	»

3. Espèce qui atteint à la fois la région arctique et la région méditerranéenne :

Cakile maritima.

4. Espèces qui n'atteignent ni la région arctique ni la région méditerranéenne :

Carex trinervis, de la France W. au Danemark (⁵).
Thesium humifusum, de la France W. à la Hollande.

(¹) Voir aussi, sur la distribution des plantes des dunes, Höck, *1901*.

(²) Voir carte 10.

(³) Voir carte 11.

(⁴) Dans la liste géographique cette plante n'est signalée que jusqu'en Hollande. D'après M. Höck (*1907*, p. 30), elle habite aussi le N.-W. de l'Allemagne.

(⁵) Voir carte 10.

Je pense que l'ensemble de nos observations au sujet de la flore des dunes ne peut laisser aucun doute quant à l'origine de la majorité de ses espèces : elles nous sont venues du S.-W.

⁂

Quelques-unes de ces plantes méritent une mention spéciale.

La plupart des espèces de notre littoral existent aussi en Angleterre. *Carex trinervis* fait exception. Comme il est peu probable que la plante ait été exterminée en Angleterre, nous sommes conduits à admettre qu'elle n'y a jamais pénétré, et qu'elle n'habitait pas les environs du Pas-de-Calais au moment où s'est opérée la rupture de l'Angleterre avec le continent, c'est-à-dire pendant le Flandrien. L'espèce a-t-elle pris naissance depuis lors, ou bien existait-elle déjà ailleurs [1] ?...

Nous savons déjà que dans le Midi plusieurs espèces de nos dunes habitent non seulement les côtes mais aussi l'intérieur : *Ramalina evernioides, Phleum arenarium, Asparagus officinalis, Hippophaës rhamnoides* (p. 215). Cette dernière plante est intéressante en ce qu'elle occupe une large aire continentale jusqu'au centre de l'Asie (carte 11). M. Flahault (*1907*, p. 299) pense qu'elle est d'origine orientale. Elle fait peut-être partie de ce groupe d'espèces de steppes qui se sont introduites en Europe pendant l'une des pauses interglaciaires (voir Weber, *1906*, p. 111) et dont la plupart se sont arrêtées avant d'atteindre notre pays; leur limite N.-W. en Allemagne est marquée sur la carte 9.

La liste géographique montre que plusieurs de ces plantes ont une distribution extrêmement étendue. Ainsi *Calystegia Soldanella* habite les littoraux de l'Europe W. et S., de l'Afrique N., de l'Asie E., de l'Australie, de la Nouvelle-Zélande, de la Polynésie et de l'Amérique. La grandeur très considérable de l'aire géographique de beaucoup de plantes littorales a déjà été souvent indiquée, notamment par Schimper (*1891*). Elle tient sans doute à ce que les conditions d'existence sont plus égales le long des côtes qu'à l'intérieur du pays; par exemple, les climats maritimes se ressemblent plus que les climats continentaux. Un autre facteur très important est le transport des graines par les courants marins. Des recherches récentes de M. Birger (*1907*), montrent que le séjour dans l'eau de mer ne détruit pas la vitalité de la plupart des plantes habitant les dunes et les alluvions marines.

---

[1] La même question se pose pour *Cirsium oleraceum* (carte 10).

b) *Alluvions marines.*

Les plantes des slikkes et des schorres ont souvent une distribution géographique encore plus large que celles des dunes (voir la liste géographique). La plupart des espèces sont plus répandues vers le S.-W. que vers le N.-E., exactement comme celles des dunes.

Dans la liste que voici, j'indique non seulement jusqu'où la plante s'étend vers le N.-E. ou vers le S.-W., mais aussi si elle habite d'autres parties du monde (As. = Asie ; Af. = Afrique; Am. = Amérique; Aus. = Australie). Les espèces qui se retrouvent à l'intérieur, près des sources salées, sont marquées *.

1. Plantes qui atteignent la région méditerranéenne mais non la région arctique :

Zostera nana,	jusqu'en	Norvège,	As., Am.
Ruppia maritima (2),	»	»	As., Af., Am.
Spartina stricta,	»	Allemagne,	Am.
Agropyrum pungens,	»	Danemark.	
Lepturus filiformis,	»	»	
Scirpus maritimus,	»	Norvège,	As., Af., Am.
Juncus maritimus,	»	Danemark,	As., Af., Am.
Atriplex portulacoides,	»	»	As., Af., Am.
**Salicornia herbacea* (3),	»	Norvège,	As., Af., Am.

---

(1) Voir aussi sur la distribution des plantes des slikkes et des schorres, Höck (*1901*).

(2) Voir carte 11.

(3) Voir carte 11. M. Höck, *1901*, p. 386, l'indique comme habitant aussi les endroits salés à l'intérieur de l'Allemagne.

Suaeda maritima, jusqu'en Norvège, As., Af., Am., Aus.
**Spergularia salina*, » » As., Af., Am.
**S. media*, » » As., Af., Am.
Statice Limonium, » Allemagne, As., Af.

2. Plantes qui atteignent la région arctique, mais non la région méditerranéenne.

Atropis maritima, jusqu'en France W., As., Af., Am.
**Glaux maritima*, » » Am.

3. Plantes qui atteignent à la fois la région arctique et la région méditerranéenne.

**Triglochin maritima*, As., Af., Am.
**Atropis distans*, As., Af., Am.
Festuca rubra, As., Af., Am.
**Juncus Gerardi*, As., Af., Am.
**Plantago maritima*, As., Af.
**Aster Tripolium*.

4. Plante qui n'atteint ni la région arctique ni la région méditerranéenne.

**Artemisia maritima* (1), de la France W. à la Norvège S., As.

L'énumération précédente ne laisse aucun doute : notre flore alluviale est immigrée en majeure partie du S.-W.

⁂

Dix de ces plantes ne sont pas localisées exclusivement sur les vases littorales (elles sont marquées *) : elles se retrouvent aussi à l'intérieur des terres, près des sources salées de la France et de l'Allemagne. Une question se pose aussitôt : ces espèces ont-elles pris naissance sur les alluvions marines ou bien au voisinage des sources salées? Il n'y a évidemment pas moyen de fournir une réponse catégorique, d'autant plus qu'elle ne serait peut-être pas la même pour toutes les espèces. Il semble bien toutefois que la majorité de ces plantes soient nées au bord de la mer, puisque leur association est ici plus complète et plus variée que partout ailleurs. Ajoutons aussi que des plantes adaptées à vivre dans des terrains qui sont baignés par une solution concentrée de sels de sodium ou de potassium, ne sont pas pour cela capables de supporter l'eau de mer, puisque celle-ci est caractérisée à la fois par sa forte concentration et par l'abondance des sels de magnésium, très toxiques (p. 427). D'ailleurs, il y a effectivement des espèces habitant les endroits salés de l'intérieur qui ne se rencontrent jamais sur les alluvions marines. M. Höck, *1901* (pp. 385 ss), cite notamment : *Scirpus Tabernaemontani*, *Melilotus dentatus*, *Trifolium fragiferum*, *Althaea officinalis*, *Samolus Valerandi*.

---

(1) D'après M. Höck, *1901*, p. 386, habitait jadis les endroits salés à l'intérieur de l'Allemagne.

Peut-être la réponse serait-elle autre pour *Artemisia maritima*. Il habite à la fois les alluvions marines de l'Europe moyenne et les immenses steppes salés de la Russie d'Europe et de la région transcaspienne. Toutes les autres espèces du genre *Artemisia*, au nombre d'environ 200, habitent les régions éloignées de la mer, surtout les steppes. On peut donc logiquement supposer que l'espèce littorale s'est créée dans un steppe salé et a gagné après coup le bord de la mer.

Salicornia herbacea habite également de grands territoires continentaux (carte 11). Seulement les neuf espèces du genre sont presque toutes exclusivement littorales, et il est donc probable que *S. herbacea* s'est formé sur une côte et n'a envahi les déserts salés que secondairement.

⁂

Nous avons vu plus haut que beaucoup de plantes des dunes littorales sont simplement des plantes de terrains sableux qui se sont adaptées à vivre sur du sable plus ou moins mobile. Une semblable origine n'est pas possible quand il s'agit de végétaux habitant un milieu aussi inhospitalier que l'est un schorre ou une slikke. On n'imagine pas bien, en effet, que des plantes aient pu s'adapter progressivement à vivre sur des alluvions marines, car où donc y a-t-il des stations possédant des caractères intermédiaires? Il faut, par conséquent, admettre que les espèces des alluvions marines sont dérivées d'un seul coup, par mutation (¹), de celles qui habitent l'intérieur du pays, ou même que certaines plantes banales peuvent s'accommoder de vivre sur des terrains imprégnés d'eau de mer. Ce dernier cas me paraît être représenté par *Plantago maritima* : il existe abondamment dans le Jutland, loin de la mer, dans les graviers des anciennes moraines glaciaires, donc dans des terrains qui ne sont jamais en contact avec l'eau salée. *Armeria maritima* pourrait fort bien n'être qu'un descendant maritime d'*A. elongata*, qui est répandu en beaucoup de points de l'intérieur, notamment en Belgique sur les terrains calaminaires de Moresnet. Pour toutes les autres plantes, il me semble plus difficile de rattacher l'espèce des schorres à des parents déterminés, d'autant plus que les plantes qui sont arrivées sur les alluvions marines ont pu produire dans cet habitat de nouvelles espèces, et qu'il devient alors fort difficile de distinguer quelle est la première. C'est sans doute de cette façon qu'il faut se représenter la formation des espèces, fort voisines d'ailleurs, des genres *Atropis* et *Spergularia*.

c) *Alluvions fluviales.*

Leur flore se compose uniquement d'espèces habitant les étangs ou les lieux très humides. Toutes existent dans le district flandrien, sauf *Scirpus triqueter*, qui ne se retrouve, à l'intérieur des terres, qu'en France (voir la note au bas de la page 487). Il me paraît difficile de décider si cette plante a pris naissance dans la partie basse des rivières, où la marée se fait sentir, ou bien le long de leur cours supérieur.

d) *Polders.*

Les deux seules associations dont l'origine ait de l'intérêt, sont celle des étangs, canaux et fossés et celle des digues.

(¹) C'est aussi à des mutations de ce genre que M. de Vries (*1907*, p. 350) attribue l'origine des espèces qui peuplent les déserts.

La première dérive sans doute par immigration prochaine des plantes aquatiques et marécageuses de la Flandre qui ont envahi les eaux des Polders lorsque celles-ci furent suffisamment dessalées. Les espèces qui ont ainsi passé dans le district poldérien sont les mêmes que celles qui sont allées coloniser les alluvions fluviales, c'est-à-dire celles qui ne craignent pas les eaux riches en matières assimilables. La répartition géographique de ces plantes, telle qu'elle ressort de notre liste géographique et du travail de M. Höck, *1906*, est en général plus large que celle des plantes terrestres : elle ne donne pas de renseignements quant à leur origine. Beaucoup d'entre elles existaient déjà pendant le Pleistocène (voir par exemple, Weber, *1896*, et Reid, *1908*).

La flore des digues provient sans doute aussi de celle des districts limitrophes. Les plantes banales des pannes et des terrains vagues ont toutes pu coloniser les digues, sauf celles qui ont absolument besoin de sable et celles qui redoutent les terrains trop riches en sels minéraux.

Les seules digues qui présentent des particularités dans leur flore sont celles qui sont directement battues par l'eau de mer (p. 466). Voici la distribution de quelques-unes de leurs espèces les plus caractéristiques. Les abréviations et le signe * ont la même valeur qu'à la page 510.

Beta maritima, de la Méditerranée au Danemark, As.
Cochlearia danica (1), de la France W. à la région arctique, As.
**Bupleurum tenuissimum*, » au Danemark, As., Af.
**Apium graveolens*, » » As., Af.

La première plante nous vient probablement du S.-W.; *Cochlearia danica* est originaire du N. où vivent d'ailleurs de nombreuses autres espèces du même genre; pour les deux autres plantes, on ne peut rien dire de précis.

---

(1) Voir carte 11.

e) *Sable à Cardium.*

Aussi bien par le sol que par la composition de la flore, le sable à *Cardium* est intermédiaire entre les dunes littorales et les dunes flandriennes. L'origine des plantes qui constituent l'association rappelle cet état mixte. Un grand nombre d'espèces lui viennent directement des dunes flandriennes; ce sont notamment celles qui sont marquées * dans la liste des pages 502 et suivantes. Quant à celles qui existent à la fois sur les dunes littorales et sur celles du sable à *Cardium*, leur origine est douteuse lorsqu'elles se rencontrent aussi sur les dunes flandriennes; mais lorsqu'elles sont inconnues sur ces dernières, on est amené à admettre qu'elles sont parties des dunes littorales pour venir sur celles des polders sablonneux; telles sont, par exemple, *Phleum arenarium*, *Silene conica*, *Viola tricolor sabulosa*.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Les districts littoraux et alluviaux de la Belgique s'étendent le long de la côte et des rivières à marées. Ils sont constitués par les dunes sableuses qui bordent la plage et par les alluvions de nature diverse qui ont été déposées par les rivières dans la partie inférieure de leurs cours.

Ces districts sont tous d'origine récente. Les points les plus anciens, c'est-à-dire ceux où les conditions actuelles existent depuis le temps le plus long, ne datent que du VIII^e ou IX^e siècle.

Le climat est sensiblement le même dans ces divers districts. Le voisinage de la mer adoucit la température en hiver, et empêche qu'il y ait de très fortes chaleurs en été. Les vents sont violents. Sur le littoral, la pluie est relativement peu abondante en été.

Dunes littorales. — Elles occupent leur situation actuelle depuis le IX^e ou X^e siècle. Leur hauteur maximum ne dépasse guère 30 mètres. Le sol, formé de sable quartzeux, est mobile, sec, stérile et riche en chaux.

La végétation est composée de plantes qui fixent le sol par leurs racines ou dont les feuilles forment un écran qui empêche l'affouillement du terrain, et qui ont aussi la faculté de s'élever dans le sol quand le vent amène du sable ou de descendre quand le vent en enlève.

La sécheresse du sol en été exclut les espèces incapables de supporter le manque d'eau. Aussi la flore est-elle essentiellement xérophyte. Pourtant il y a de nombreuses espèces, annuelles ou même vivaces, qui profitent de la température douce et de l'humidité pour se développer en hiver.

La pénurie de substances minérales assimilables est si grande que la flore se compose uniquement d'espèces à croissance lente.

Toutes les plantes restent chétives, même celles qui dans les autres parties de la Belgique atteignent une haute taille.

Dans l'ensemble, la flore de nos dunes est calcicole. Ce caractère la différencie de celle qui habite les dunes du Jutland, du nord-ouest de l'Allemagne et du nord de la Neerlande; celles-ci sont formées de sable glaciaire, pauvre en chaux.

Dans les fonds humides (pannes) qui séparent les rangées de monticules, il y a presque exclusivement des espèces ubiquistes, sans exigences spéciales, qui sont venues des districts voisins, notamment du Flandrien. Les dunes fixées n'ont également que peu d'espèces particulières, mais elles portent plusieurs variétés maritimes de plantes communes. Sur les dunes mobiles et sur la plage, les plantes sont presque toutes propres au district des dunes; elles ont immigré en majeure partie du littoral de la France.

Alluvions marines. — Elles bordent les fleuves aussi loin que remonte l'eau de mer lors de la marée haute. Leur partie supérieure (schorre) n'est inondée qu'aux fortes marées; son altitude est comprise entre $3^{m}50$ et 5 mètres. La partie inférieure (slikke) est submergée même aux marées de morte eau.

Le sol est argileux et reste imprégné d'eau de mer. Le nombre des espèces qui colonisent ce district est au maximum d'une trentaine. Sa flore ne contient ni Champignons saprophytes, ni lichens, ni Bryophytes, ni Ptéridophytes; c'est sans doute à la fois la pression osmotique du milieu et sa teneur en sels de magnésium qui exclut ces végétaux. Les Phanérogames ont presque toutes des feuilles charnues et d'autres adaptations xérophytes. A part une ou deux exceptions, elles sont spéciales à ce district.

Chaque espèce est très étroitement localisée. Une différence de niveau de quelques centimètres suffit pour assurer la prédominance d'une plante sur toutes les autres. Cette stricte limitation de chaque station tient probablement en grande partie à la lutte pour l'existence

La végétation des alluvions marines de la Belgique est identique à celles qui se trouvent partout le long de la Manche et de la mer du Nord.

Alluvions fluviales. — Elles s'étendent sur les deux rives des rivières à marées, plus loin de la mer que les alluvions marines.

Leur sol est argileux et limoneux. A chaque marée montante il s'imbibe d'eau riche en sels alimentaires; à chaque marée descendante l'eau est remplacée par de l'air. Ces mouvements alternatifs assurent une alimentation abondante de la végétation. Le nombre des espèces n'est pas très grand, puisqu'il n'y a que des plantes aquatiques assez solidement fixées au sol pour n'être pas emportées par les courants, mais par contre les individus poussent avec une vigueur incomparable.

La flore, qui ne renferme qu'une seule espèce spéciale, dérive probablement des bords des mêmes rivières dans les parties les plus élevées de leurs cours.

Polders. — Ce sont les portions endiguées des alluvions marines et des alluvions fluviales. Ils sont partout en dessous du niveau des fortes mers d'équinoxe.

Le sol est argileux et très riche en aliments minéraux; aussi les cultures couvrent-elles presque complètement les Polders. Il ne reste plus guère que les digues et les étangs qui aient encore une végétation spontanée.

Les digues portent une flore banale, sans caractère, venant des districts voisins. Celles qui sont contiguës aux schorres possèdent quelques plantes maritimes particulières.

Les étangs, les canaux et les fossés nourrissent une flore très variée, plus riche en espèces que les eaux d'aucun autre district de la Belgique. Ces plantes exigent toutes une nourriture abondante.

Sables à *Cardium*. — Ils sont isolés au milieu des polders argileux. Le sable, souvent soulevé en petites dunes, est beaucoup moins riche en calcaire que celui des dunes littorales.

Leur flore comprend un assez grand nombre de plantes calcifuges qui sont incapables de se maintenir sur les dunes littorales. Elle est aussi beaucoup plus riche en Bryophytes. La végétation provient en grande partie des dunes flandriennes; pourtant, certaines espèces sont originaires des dunes littorales.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

ET INDICATION DES PAGES OÙ CHAQUE OUVRAGE EST CITÉ.

Abromeit, J. (Voir Gerhardt, P.)

Aloi, A., Influenza dell' umidità del suolo sulla traspiratione delle piante terrestri. (*Atti dell' Academia Giverna di science naturale.* Palermo, 1894.) (P. 293.)

Andersson, G., Die Entwicklungsgeschichte der skandinavischen Flora. (*Résultats scientifiques du Congrès international de Botanique de Vienne en 1905.* Iena, 1906.) (P. 496.)

Andries, J.-O., Notice sur la grande bruyère flamande de Bulscamp. (*Annales de la Société d'émulation pour l'étude de l'Histoire et des Antiquités de la Flandre.* Bruges, 1864-1865, t. XIII, 2e série, p. 271.) (P. 500.)

Annales du bureau central météorologique de France, publiées par E. Mascart. (Pp. 230, 248.)

Annuaire astronomique de l'Observatoire royal de Belgique (séparé, depuis 1901, de l'*Annuaire météorologique.*)

Ascherson, P. und Graebner, P., Flora des nordostdeutschen Flachlandes. Berlin, 1898-1899. (Pp. 29, 488.)

Aubert, E., **1890**, Sur la répartition des acides organiques chez les plantes grasses. (*Revue générale de Botanique,* t. II, p. 369; 1890.) (P. 297.)

— **1892**, Recherches sur la turgescence et la respiration des plantes grasses. (*Annales des sciences naturelles, Botanique,* 7e série, t. XVI, p. 1; 1892.) (P. 297.)

Babington, C.-C., Manual of british Botany, 8th edition. London, 1881. (P. 488.)

Beck von Managetta, G., Ueber die Bedeutung der Karstflora in der Entwickelung der Flora der Ostalpen. (*Résultats scientifiques du Congrès international de Botanique de Vienne en 1905.* Iena, 1906.) (P. 496.)

Beekman, A.-A., Nederland als Polderland. Zutphen. (P. 187.)

Berghaus, H., Physikalischer Atlas, 3. Auflage. Gotha, 1892. (La Météorologie est de M. Hann; la Géobotanique est de M. Drude.)

Birger, S., Ueber den Einfluss des Meerwassers auf die Keimfähigheit der Samen. (*Beihefte zum botanischen Centralblatt*, Bd XXI, I. Abt., S. 263, 1907.) (P. 510.)

Blanchard, R., La Flandre. Étude géographique de la plaine flamande en France, Belgique et Hollande. Paris, 1906. (Pp. 184, 190, 192, 197, 253, 254, 255, 369, 500.)

Boissier, E., Flora orientalis. Genève, 1867-1884. — Supplementum, 1888. (P. 2 *g*.)

Bommer, C. et **Massart**, J., La section de géobotanique dans la Société royale de botanique de Belgique. (*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, 1904.) (P. 253.)

Börnstein, R., Leitfaden der Wetterkunde, 2. Auflage. Braunschweig, 1906. (P. 506.)

Boulay, N., Principes généraux de la distribution géographique des Mousses. Lille, 1876. (P. 391.)

Bouly de Lesdain, Lichens rares ou nouveaux pour la Belgique. (*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. XLIII, p. 249; 1906.) (P. 288.)

Brachéry, Carte du diocèse d'Ypres, divisé en neuf décanats. 1782. (Un exemplaire de cette carte se trouve au Musée Merghelynck, à Ypres.) (P. 370.)

de **Brébisson**, A., Flore de la Normandie. Caen, Paris et Rouen, 1859. (P. 488.)

Briquet, J., Le développement des flores dans les Alpes occidentales, avec aperçu sur les Alpes en général. (*Résultats scientifiques du Congrès international de Botanique de Vienne en 1905*. Iena, 1906.) (P. 493, 496.)

Britton, N.-L. and **Brown**, H.-A., An Illustrated Flora of the Northern United States, Canada and the British Possessions. New York, 1896-1898. (P. 393.)

Buchenau, Fr., Flora der Ostfriesischen Inseln. Norden und Norderney, 1891. (P. 488.)

Burgerstein, A., Die Transpiration der Pflanzen. Iena, 1904. (Pp. 291, 300.)

Cameron, F.-K. and **Bell**, J.-M., The Mineral Constituants of the Soil Solution. (*U. S. Department of Agriculture, Bureau of Soils*, Bulletin N° 30, 1905.) (P. 305.)

Chodat, R., Les dunes lacustres de Sciez et les Garides. (*Bulletin de la Société botanique suisse*, fascicule XII, 1902.) (P. 501.)

Christ, H., La flore de Suisse et ses origines. Nouvelle édition, Bâle-Genève-Lyon, 1907. (P. 494.)

CORNET, J., Études sur l'évolution des rivières belges. (*Annales de la Société géologique de Belgique*, t. XXXI, 1903-1904.) (P. 173.)

COWLES, H.-C., The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. Part I. Geographical relations of the dune flora. (*The Botanical Gazette*, vol. XXVII, 1899.) (P. 501.)

COSTE, H., Flore descriptive et illustrée de la France. Paris, 1901-1906. (Pp. 29, 393, 477.)

COUPIN, H., Sur la toxicité du chlorure de sodium et de l'eau de mer à l'égard des végétaux. (*Revue générale de Botanique*, t. X, p. 177; 1898.) (P. 428.)

CRÉPIN, FR., 1864, Matériaux pour servir à l'histoire de la géographie botanique de la Belgique. I. Pourquoi les dunes sablonneuses de la Flandre occidentale nourrissent-elles certaines plantes réputées calcarophiles. (*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. III, 1864.) (P. 390.)

— 1866, Manuel de la flore de Belgique. (L'édition la plus complète est la deuxième, qui a paru à Bruxelles en 1866.) (Pp. 437, 477.)

— 1878, Guide du botaniste en Belgique. Bruxelles et Paris, 1878. (P. 477.)

DARWIN, FR., Observations on Stomata. (*Philosophical Transactions*, series B, vol. 190, p. 531; 1898.) (Pp. 293, 297.)

DEBRAY, L., Étude géologique et archéologique de quelques tourbières du littoral flamand et du département de la Somme. (*Mémoires de la Société des Sciences, de l'Agriculture et des Arts de Lille*, 3^e série, 11^e volume, 2^e partie, p. 433, année 1872 [a paru en 1873].) (Pp. 185, 500.)

DE BRUYNE, C., 1904, 1. Invloed van den wind op den vorm van de boomen onzer zeekust. (*Handelingen van het achtste Vlaamsch Natuur- en Geneeskundig Congres*. 1904.)

— 1904, 2. Over onze duinenflora. (*Handelingen van het achtste Vlaamsch Natuur- en Geneeskundig Congres*. 1904.) (P. 399.)

— 1905, Over onze duinenflora [2de mededeeling]. (*Handelingen van het negende Vlaamsch Natuur- en Geneeskundig Congres*. 1905.) (P. 360.)

— 1906, Contribution à l'étude phytogéographique de la zone maritime belge. (*Bulletin de la Société royale belge de Géographie*. 1906.) (P. 360.)

DE HOON, A., Mémoire sur les polders de la rive gauche de l'Escaut et du littoral belge. (*Mémoires couronnés et mémoires des savants étrangers publiés par l'Académie royale de Belgique*, collection in-8°, t. V, 1852.) (Pp. 187, 188, 500.)

DEUTSCHES METEOROLOGISCHES JAHRBUCH der Deutsche Seewarte. (P. 248.)

DEVAUX, H., Influence du vent marin sur les déformations du Pin maritime. (*Procès-verbaux des séances de la Société des sciences physiques et naturelles de Bordeaux* [séance du 4 mai 1905].) (Pp. 230, 236.)

De Wildeman, E., et Durand, Th., Prodrome de la flore belge. Bruxelles, 1898-1907. (Pp. 1 *g*, 37 *a*, 483.)

Drude, O., 1892, Atlas der Pflanzenverbreitung (dans *Berghaus' Physikalischer Atlas*, Abt. V. Gotha, 1892.) (Pp. 478, 492, 507.)

— 1896, Deutschlands Pflanzengeographie. I. Teil. Stuttgart, 1896. (Pp. 253, 478.)

— 1905, Entwicklung der Flora des mitteldeutschen Gebirgs- und Hugellandes. (*Résultats scientifiques du Congrès international de Botanique de Vienne en 1905*. Iena, 1906.) (P. 496.)

Du Mortier, B., Bouquet du littoral belge. (*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. VII; 1869.) (Pp. 432, 495.)

Durand, Th., Considérations générales sur la flore belge. 1907. Dans De Wildeman et Durand. 1898-1907. (Pp. 478, 479, 480, 482.)

Durand, Th., et Pittier, H., Catalogue de la flore vaudoise. (*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. XX et XXI; 1881 et 1882.) (P. 2 *g*.)

Durieux, Ch., Étude sur le climat du littoral belge. (*Annuaire de l'Observatoire royal de Belgique*, 1900, p. 376.) (Pp. 220, 221.)

Duval-Jouve, J., Histotaxie des feuilles de Graminées. (*Annales des sciences naturelles, Botanique*, 6ᵉ série, vol. I, p. 294; 1875.) (P. 294.)

Engler, A., 1879-1882, Versuch einer Entwicklungsgeschichte des Pflanzenwelts, insbesondere der Florengebiete, seit der Tertiärperiode. Leipzig, 1879-1882. (P. 496.)

— 1899, Die Entwickelung der Pflanzengeographie in den letzten hundert Jahren. (*Humboldt-Centenar-Schrift der Gesellschaft für Erdkunde zu Berlin*. 1899. (P. 496.)

— 1906, Grundzüge der Entwicklung der Flora Europas seit der Tertiärzeit. (*Résultats scientifiques du Congrès international de Botanique de Vienne en 1905*, p. 25. Iena, 1906. (P. 496.)

Engler und Prantl, Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig. (Pp. 2 *g*, 430.)

Errera, L., Un ordre de recherches trop négligé. L'efficacité des structures défensives des plantes. (*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. XXV, 2ᵉ partie, p. 80; 1886.) (P. 85 *e*.)

Errera, P., Les Masuirs. Recherches sur quelques vestiges des formes anciennes de la propriété en Belgique. Bruxelles, 1891. (P. 500.)

Flahault, Ch., 1901, La Flore et la Végétation de la France, avec une carte de la distribution des végétaux en France (dans l'introduction de la *Flore de France*, par Coste, 1901). (P. 478.)

— 1903, La Paléobotanique dans ses rapports avec la végétation actuelle. Paris, 1903. (P. 496.)

Flahault, Ch., **1907**, Les progrès de la géographie botanique depuis 1884, son état actuel, ses problèmes. (*Progressus rei botanicae,* Bd I, p. 243; 1907.) (Pp. 317, 509.)

Fliche, P., **1897**, Note sur la flore des lignites, des tufs et des tourbes quaternaires ou actuels du nord-est de la France. (*Bulletin de la Société géologique de France,* 3ᵉ série, t. XXV, p. 859; 1897.) (P. 496.)

— **1899**, Le Pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) dans les terrains quaternaires de Clerey. (*Mémoires de la Société académique de l'Aube,* t. LXIII, 1899.) (P. 500.)

Fliche, Bleicher et Mieg, Note sur les tufs calcaires de Kiffis (Sundgau, Alsace). (*Bulletin de la Société géologique de France,* 3ᵉ série, t. XXII, p. 471; 1894.) (P. 496.)

Fredericq, L., La Faune et la Flore glaciaire du plateau de la Baraque-Michel. (*Bulletin de l'Académie royale de Belgique* [Classe des Sciences], p. 1263; 1904.) (P. 497.)

Frank, A.-B., Die Krankheiten der Pflanzen, 2. Aufl., 3 volumes. Breslau, 1895-1896. (P. 39 *a*.)

Fricx, E.-H., Carte du comté de Flandre, dressée sur les mémoires de E.-H. Fricx et augmentée sur les observations les plus nouvelles en 1744. (Un exemplaire de cette carte se trouve au Musée Merghelynck, à Ypres.) (P. 370.)

Fritsch, K., Excursionsflora für Oesterreich. Wien, 1897. (P. 2 *g*.)

Früh, J., Die Abbildung der vorherrschenden Winde durch die Pflanzenwelt. (*Jahresbericht der geogr.-ethnogr. Gesellschaft.* Zürich, 1901-1902.) (P. 228.)

Gadeceau, E., **1898**. (Voir Lloyd, *1898*.)

— **1903**, Essai de géographie botanique de Belle-Ile-en-Mer. (Extrait des *Mémoires de la Société nationale des sciences naturelles et médicales de Cherbourg,* t. XXXIII, 2ᵉ fascicule. Cherbourg et Nantes, 1903.) (P. 488.)

Galland, J., Études sur les mycorhizes endotrophes. (*Revue générale de Botanique,* t. XVII, 1905.) (P. 330.)

Gellens, H., Van Brabandt, L., Melotte, J., Weyts, A. et Pierrot, J., La marée-tempête du 12 mars 1906 dans le bassin de l'Escaut maritime. (*Annales des Travaux publics,* février 1908.) (Pp. 442, 452, 456.)

Gerhardt, P., Handbuch des deutschen Dünenbaues (unter Mitwirkung von J. Abromeit, P. Bock, A. Jentzsch). Berlin, 1900. (La partie botanique est de M. J. Abromeit.) (Pp. 268, 269, 491.)

Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. Marburg, 1899-1891. (P. 461.)

Goethart, J.-W.-C. en Jongmans, W.-J., Planten-Kaartjes voor Nederland. (La publication a commencé en 1903.) (Pp. 478, 490.)

Graebner, Paul, 1901, Die Heide Norddeutschlands. Leipzig, 1901. (Pp. 317, 481.)

— 1903, Botanischer Führer durch Norddeutschland. Berlin, 1903. (Pp. 366, 367.)

Grégoire, A. et Halet, F., Étude agrologique d'un domaine, d'après la méthode synthétique de J. Hazard. Bruxelles, 1906. (P. 304.)

Haberlandt. (Voir Ramann, *1905*.)

Hann, J., 1892, Atlas der Meteorologie. (*Berghaus' Physikalischer Atlas,* Abt. III. Gotha, 1892.)

— 1906, Lehrbuch der Meteorologie, 2. Auflage. Leipzig, 1906. (P. 252.)

Hansen, A., 1901, Die Vegetation der Ostfriesischen Inseln. Ein Beitrag zur Pflanzengeographie, besonders zur Kentniss der Wirkung des Windes auf die Pflanzenwelt. Darmstadt, 1901. (Pp. 228. 491.)

— 1904, Experimentelle Untersuchungen über die Beschädigung der Blätter durch Wind. (*Flora,* Bd XCIII, S, 33; 1904. (Pp. 222, 228, 232.)

Hartman, C.-J., Handbok i Skandinaviens Flora. Stockholm, 1879. (Pp. 2 *g*, 488).

Hilgard, E.-W., Soils : their formation, properties, composition and relations to climate and plant growth. New York, 1906. (Pp. 216, 329.)

Höck, F., 1901. Die Verbreitung der Meerstrandpflanzen Norddeutschlands und ihre Zugehörigkeit zu verschiedenen Genossenschaften. (*Beihefte zum botanischen Centralblatt,* Bd X, S. 377; 1901.) (Pp. 508, 510, 511, 512.)

— 1906, Verbreitung der Gefässpflanzen norddeutscher Binnengewässer. (*Beihefte zum botanischen Centralblatt,* Bd XIX, 2. Abt., S. 367; 1906.) (P. 514.)

— 1907, Versuch einer pflanzengeographischer Umgrenzung und Einteilung Norddeutschlands. (*Petermann's Mittheilungen,* Bd LIII, p. 25; 1907.) (P. 508.)

Hoffmann, H., Vergleichende phänologische Karte von Mittel-Europa. (*Petermann's Mittheilungen,* Bd XXVII, S. 19; 1881.) (P. 253.)

Houzeau, J.-C., Essai d'une géographie physique de la Belgique, au point de vue de l'histoire et de la description du globe. Bruxelles, 1854. (P. 442.)

Jaccard, H., Catalogue de la Flore valaisanne. (*Nouveaux mémoires de la Société helvétique des sciences naturelles,* vol. XXXIV, 1895.) (P. 2 *g*.)

Jaccard, P., La distribution de la Flore dans la zone alpine. (*Revue générale des sciences pures et appliquées,* 15 décembre 1907.) (Pp. 483, 485.)

Janse, J.-M., Les endophytes radicaux de quelques plantes javanaises. (*Annales du Jardin botanique de Buitenzorg,* vol. XIV, p. 53; 1896.) (P. 330.)

Johannsen, W., Das Aether-Verfahren beim Frühtreiben. Iena, 1900. (P. 255.)

Jonckheere, Ed., L'origine de la côte de Flandre et le bateau de Bruges. Bruges, 1903. (P. 192.)

KEARNEY, TH.-H., Are plants of sea beaches and dunes true halophytes? (*Botanical Gazette*, vol. 37, p. 434, 1904.) (P. 392.)

KEARNEY, TH.-H. AND HARTER, L.-L., The comparative Tolerance of various Plants for the Salts common in Alkali Soils. (*U. S. Department of Agriculture, Bureau of Plant Industry*. Bulletin No 113, 1907.) (P. 427.)

KERNER VON MARILAUN, A., Pflanzenleben. Leipzig und Wien, 1890. (P. 85e.)

KIHLMANN, A. O., Pflanzenphysiologischen Studien aus Russisch-Lappland. Helsingfors, 1890. (P. 228)

KIRCHNER, O., Flora von Stuttgart und Umgebung. Stuttgart, 1888. (P. 85e.)

KIRCHNER, LOEW UND SCHRÖTER, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart. (En cours de publication.) (Pp. 85*e*, 461.).

KLEBS, GEORG., Beiträge zur Morphologie und Biologie der Keimung. (*Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen*, Bd I, S. 536, 1885.) (P. 85*e*.)

KLEIN, E., Die Flora der Heimat. Diekirch, 1897. (P. 85*e*.)

KNUTH, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig, 1898-1905. (P. 85*e*).

KÖPPEN, W., Versuch einer Klassifikation der Klimate, vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. (*Geographische Zeitschrift*, 1900.) (P. 507.)

KUMMER, M., Polders du Bas-Escaut en Belgique. (*Annales des travaux publics de Belgique*, t. II, p. 5, 1844.) (Pp. 189, 195, 456.)

LANCASTER, A., Voir MONOGRAPHIES AGRICOLES DE LA BELGIQUE.

— 1900, La direction du vent à Bruxelles, d'après cinquante années d'observations. (*Annuaire de l'Observatoire royal de Belgique*, 1900, p. 424.) (P. 221.)

LANGE, J., Haandbog i den danske Flora. Copenhague, 1886-1888. (P. 2*g*, 488.)

LAURENT, L., Les progrès de la paléobotanique angiospermique dans la dernière décade. (*Progressus rei botanicae*, t. I, p. 319, 1907.) (P. 496.)

LEDEBOUR, C. F. A., Flora Rossica. Stuttgart, 1842-1853. (P. 2*g*.)

LE ROUX, M., Recherches biologiques sur le lac d'Annecy. (*Annales de biologie lacustre*, t. II, p. 220, 1907.) (P. 461.)

LESAGE, P., Recherches expérimentales sur les modifications des feuilles chez les plantes maritimes. (*Revue générale de botanique*, t. II, p. 54, 1890.) (P. 426.)

LEYSEN, TH., Desséchement des mares et des marais de la commune de Berlaere. (*Annales du Cercle archéologique de la ville et de l'ancien pays de Termonde*, 2e série, t. I, p. 243, 1868.) (P. 464.)

LIVINGSTON, B. E., ASSISTED BY JENSEN, BREAZEALE, PEMBER AND SKINNER, Further Studies on the Properties of Unproductive Soil. (*U. S. Department of Agriculture, Bureau of Soils*. Bulletin No 36, 1907.) (P. 305.)

Livingston, B. E., Britton, J. C., and Reid, F. R., Studies on the Properties of an Unproductive Soil. (*U. S. Department of Agriculture, Bureau of Soils.* Bulletin No 28, 1905.) (P. 305.)

Lloyd, J., Flore de l'ouest de la France, 5e édition publiée par les soins de M. E. Gadeceau. Paris, 1898. (Pp. 487, 488.)

Loew, O., The physiological Role of mineral Nutrients in Plants. (*U. S. Department of Agriculture. Bureau of Plant Industry.* Bulletin No 45, 1903.) (P. 427.)

Lubbock, Sir John, A contribution to our knowledge of Seedlings. London, 1892. (P. 85*e.*)

Mac Leod, J., 1892, De Flora van den Sasput bij Thourout. (*Botanisch Jaarboek,* 4de jaargang. Gent, 1892.) (P. 500.)

— 1893, Over de bevruchting der bloemen in het Kempisch gedeelte van Vlaanderen. (*Botanisch Jaarboek,* 5de en 6de jaargangen. Gent, 1893.) (P. 85*e.*)

Magowan, Fl. N., The toxic effect of certain common Salts of the Soil on Plants. (*The Botanical Gazette,* vol. XLV, p. 45, 1908.) (P. 428.)

Magnin, Ant., La végétation des lacs du Jura : Monographies botaniques de 74 lacs jurassiens, suivies de considérations générales sur la végétation lacustre. Paris, 1904. (P. 461.)

Masclef, A., 1886, Catalogue raisonné des plantes vasculaires du département du Pas-de-Calais. Arras et Paris, 1886. (P. 488.)

— 1892, Sur l'adaptation du *Pteris aquilina* aux sols calcaires. (*Revue générale de Botanique,* t. IV, p. 7 ; 1892.) (P. 391.)

Massart, J., 1893, La biologie de la végétation sur le littoral belge. (*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique,* t. XXXII, 1893.) (Pp. 398, 413, 414.)

— 1894, La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. (*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique,* t. XXXIII, p. 150 ; 1894.) (P. 85*e.*)

— 1902, L'accommodation individuelle chez *Polygonum amphibium.* (*Bulletin du Jardin botanique de l'État à Bruxelles,* vol. I, 1902. (P. 495.)

— 1903, 1, Comment les plantes vivaces maintiennent leur niveau souterrain. (*Bulletin du Jardin botanique de l'État à Bruxelles,* t. I, fascicule 4, 1903.) (Pp. 85 *e*, 274.)

— 1903, 2, Comment les plantes vivaces sortent de terre au printemps. (*Bulletin du Jardin botanique de l'État à Bruxelles,* t. I, fascicule 4.) (P. 85 *e*).

— 1903, 3, Comment les jeunes feuilles se protègent contre les intempéries. (*Bulletin du Jardin botanique de l'État à Bruxelles,* t. I, fascicule 4.) (P. 267.)

— 1904, 1, Les conditions d'existence des arbres dans les dunes littorales. (*Bulletin de la Société centrale forestière de Belgique,* 1904.) (Pp. 225, 407, 418.)

— 1904, 2, Notice sur les collections éthologiques du Jardin botanique de l'État. (*Bulletin du Jardin botanique de l'État à Bruxelles,* t. I, 1904.)

Massart, J., 1904, 3, La quarante et unième herborisation de la Société de Botanique de Belgique : Genck. (*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. XLI, p. 208; 1904.)

— 1904-1905, Les Muscinées du littoral belge. (*Bulletin de la Société royale de Botanique de Belgique*, t. XLII, 1904, et *Bulletin du Jardin botanique de l'État à Bruxelles*, vol. I, n^{o} 6, 1905.) (P. 473.)

— 1906, Sommaire du cours de botanique fait en candidature en sciences naturelles. Bruges, 1906. (P. 479.)

May, D.-W., The Relation of Lime and Magnesia to Plant Growth. — II. Experimental Study to the Relation of Lime and Magnesia to Plant Growth. (*U. S. Department of Agriculture. Bureau of Plant Industry.* Bulletin n^{o} 1, 1901.) (P. 427.)

Mayer, Adolf, Lehrbuch der Agrikulturchemie. II. Teil, I. Abteilung : Die Bodenkunde, 5. Auflage. Heidelberg, 1901. (P. 329.)

Meinardus. (Voir Börnstein.)

Mercator. (Voir Wauwermans.)

Meteorologisch Jaarboek, uitgegeven door het Koninklijk Nederlandsch Meteorologisch Instituut. (P. 248.)

Meteorologisk Aarbog, udgivet af det danske meteorologisk Institut. (P. 248.)

Meynne, 1876, 1, Histoire de Nieuport. Bruges, 1876. (P. 191.)

— 1876, 2, Les transformations du littoral des Flandres, 2^{e} édition. Bruges, 1876. (P. 193.)

Monographies agricoles de la Belgique, publiées par le Ministère de l'Agriculture (Service des Agronomes de l'État). Un fascicule spécial est consacré à chacune des neuf régions agricoles de la Belgique. Le chapitre relatif au climat est rédigé, dans chaque fascicule, par M. Lancaster; les chapitres « Géologie et Hydrologie » sont faits par M. Stainier; les analyses de terre ont été faites sous la direction du regretté Petermann, à l'Institut agronomique de l'État, à Gembloux; tous les chapitres purement agricoles sont dus aux agronomes circonscriptionnaires de l'État. Bruxelles, 1899-1901. (Pp. 210, 214, 306, 467.)

Moore, D., Contribution towards a *Cybele Hibernica*. Dublin. 1886. (P. 29.)

Mourlon, M., 1895, Planchette Nieuport-Leke de la carte géologique au 40 000^{me}. (P. 193.)

— 1906, Résultats scientifiques de la rupture d'une digue de l'Escaut près de Thielrode, sur le territoire de Tamise. (*Bulletin de l'Académie royale de Belgique* [Classe des Sciences], 1906, n^{o} 4, p. 227.) (P. 183.)

NOLL, FR., Ueber den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung der Seitenwurzeln. (*Landwirthschaftliche Jahrbücher*, S. 361, 1900. (P. 273.)

NORMAN, J.-M., Norges arktiske Flora. Christiania, 1894-1895. (P. 2 *g*.)

NYMAN, F., Conspectus Florae europaeae. Orebro, 1878-1882. (P. 2 *g*.)

OLIVER, F.-W., 1097, 1, The Bouche d'Erquy in 1907. (*The New Phytologist*, vol. VI, nº 9, 1907.) (P. 432.)

— 1907, 2, An Experiment in co-operative Field-Work in Botany. (*Transactions of the South-Eastern Union of Scientific Societies*, 1907.) (P. 428.)

OUDEMANS, C.-A.-J.-A., De flora van Nederland. 2^de^ druk. Amsterdam, 1872-1874. (P. 2 *g*, 488.)

PENCK, A., Die Entwicklung Europas seit der Tertiärzeit. (*Résultats scientifiques du Congrès international de Botanique de Vienne en 1905*, p. 12. Iena, 1906.) (Pp. 177, 181, 182, 496.)

PETERMANN. (Voir MONOGRAPHIES AGRICOLES DE LA BELGIQUE.)

PETIT, L., Étude sur les courants de l'Escaut et de la Durme. (*Annales des Travaux publics de Belgique*, t. XL, 1883.) (Pp. 441, 442.)

RAMANN, E., Bodenkunde, 2. Auflage. Berlin, 1905. (Pp. 304, 329, 333, 335, 367, 491.)

RAUNKIAER, C., 1895-1899, De danske Blomsterplanters Naturhistorie. Förste Bind : Enkimbladede. Kjöbenhavn, 1895-1899. (Pp. 85 *e*, 393, 396, 411, 414, 429, 430, 434, 449, 463, 473.)

— 1905, Types biologiques pour la géographie botanique. (*Académie royale des sciences et des lettres de Danemark*. Bulletin de l'année 1905.) (Pp. 262, 263.)

REID, CL. AND REID, EL. M., On the Pre-Glacial Flora of Britain. (*The Journal of the Linnean Society, Botany*, vol. XXXVIII, p. 206; 1908.) (Pp. 496, 514.)

REINKE, J., Botanisch-geologische Streifzüge an den Küsten des Herzogtums Schleswig. (*Wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, Neue Folge, Bd VIII. Ergänzungsheft. Abteilung Kiel. Kiel und Leipzig, 1903.) (P. 487.)

RESVOLL, THECLA R., Pflanzenbiologische Beobachtungen aus dem Flugsandgebiet bei Röros im inneren Norwegen. (*Nyt Magasin for Naturvidenskaberne* Bd XLIV, S. 236; 1906.) (P. 403, 501.)

ROCHET, E., Description hydrographique de l'Escaut, depuis son embouchure jusqu'à Anvers. Bruxelles, 1894. (P. 441.)

ROYER, CH., Flore de la Côte d'Or. Paris, 1881. (P. 85 *e*.)

RUTOT, A., 1897, 1, Les origines du Quaternaire de la Belgique. (*Bulletin de la Société belge de géologie, de paléontologie et d'hydrologie*, t. XI, Mémoires, 1897. (Pp. 171 à 180.)

RUTOT, A., 1897-1898, Les conditions d'existence de l'homme et les traces de sa présence au travers des temps quaternaires et des temps modernes en Belgique. (*Bulletin de la Société d'anthropologie de Bruxelles*, t. XVI, 1897-1898 (Pp. 171 à 178.)

— 1903, Sur les antiquités découvertes dans la partie belge de la plaine maritime. (*Bulletin de la Société d'anthropologie de Bruxelles*, t. XXI, 1903.) (Pp. 185, 186, 187.)

— 1906, Essai de comparaison entre la série glaciaire du professeur A. Penck et les divisions du Tertiaire supérieur et du Quaternaire de la Belgique et du nord de la France. (*Bulletin de la Société belge de géologie, de paléontologie et d'hydrologie*, t. XX, 1906. (Pp. 173, 176, 177, 181, 182.)

SCHENCK, H., Die Biologie der Wassergewaechse. Bonn, 1886. (P. 461.)

SCHIMPER, A.-F.-W., 1891, Die indo-malayische Strandflora. Iena, 1891. (Pp. 214, 317, 365.) (P. 509.)

— 1898, Pflanzen-Geographie auf physiologischer Grundlage. Iena, 1898. (P. 214.)

SCHREINER, O., AND **FAILYER**, G.-H., Colorimetric, Turbidity, and Titration Methods used in Soil Investigations. (*U. S. Department of Agriculture, Bureau of Soils.* Bulletin No 31, 1906.) (P. 305.)

SCHREINER, O., AND **REED**, S.-H., Some factors influencing Soil Fertility. (*U. S. Department of Agriculture, Bureau of Soils.* Bulletin, No 40, 1907.) (P. 305.)

SCHREINER, O. AND **REED**, S.-H., ASSISTED BY **SKINNER**, J.-J., Certain organic Constituents of Soils in relation to Soil Fertility. (*U. S. Department of Agriculture, Bureau of Soils.* Bulletin No 47, 1907.) (P. 470.)

SCHRÖDER, G., Ueber die Austrocknungsfähigkeit der Pflanzen. (*Untersuchungen aus dem botanischen Institut zu Tübingen*, Bd II, 1886-1888.) (P. 285.)

SCHRÖTER, C., UND **KIRCHNER**, O., Die Vegetation des Bodensees. Lindau 1896-1902. (P. 461.)

SMITH, A. M., On the application of the theory of Limiting Factors to measurements and observations of Growth in Ceylon. (*Annals of the Royal Botanic Gardens, Peradenyia*, vol. III, p. 303; 1906.) (P. 255.)

SOLMS-LAUBACH, H., **GRAF ZU**, Die leitenden Gesichtspunkte einer allgemeinen Pflanzengeographie. Leipzig, 1905. (P. 317, 493.)

STAINIER. (Voir MONOGRAPHIES AGRICOLES DE LA BELGIQUE.)

STAHL, E., 1894, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. (*Botanische Zeitung*, Jahrg. 52, Heft VI, VII; 1894. (Pp. 293, 426, 428.)

— 1896, Ueber bunte Laubblätter. (*Annales du Jardin botanique de Buitenzorg*, vol. XIII, p. 137; 1896.) (P. 262.)

Stahl, E., 1900, Der Sinn der Mycorhizenbildung. (*Jahrb. f. wiss. Botanik,* Bd XXXIV, S. 539; 1900.) (Pp. 85*e*, 330.)

Stessels, A., 1863-1864, Mémoire sur les Marées de l'Escaut. (*Annales des travaux publics de Belgique,* t. XXI, p. 341; 1863-1864.)

— 1865, Étude sur l'Escaut maritime. (*Annales des travaux publics de Belgique,* t. XXIII, p. 1; 1865.) (P. 442.)

— 1872, Discussion des observations de la marée et de ses effets dans l'Escaut. (*Annales des travaux publics de Belgique,* t. XXX, p. 197; 1872.) (Pp. 438, 440.)

Supan. (Voir Hann, 1906.)

Tanner-Fulleman, M., Contribution à l'étude des lacs alpins : Le Schoenenbodensee. (*Bulletin de l'herbier Boissier,* 2e série, t. VII; 1897.) (P. 461.)

Vandenberghe, Ad., Bijdrage tot de studie der Belgische kustflora. *Salicornia herbacea.* (*Botanisch Jaarboek uitgegeven door het kruidkundig genootschap Dodonaea te Gent,* 2de jaargang; 1890.) (P. 432.)

Vander Meersch, E., Notice sur la florule du Kraene-Poel. (*Bulletin de la Société royale de botanique de Belgique,* t. XIII, p. 224; 1874.) (P. 500.)

Van Overloop, E., Les origines du bassin supérieur de l'Escaut. Bruxelles, 1889. (P. 180.)

Van Rijsselberghe, Fr., Notes sur les oscillations du littoral belge. (*Mémoires couronnés et autres mémoires de l'Académie royale des sciences de Belgique,* t. XXIX; 1890.) (Pp. 204, 205.)

Van Werveke, A.-K., Étude sur le cours de l'Escaut et de la Lys-Durme au moyen âge. (*Bulletin de la Société belge de géographie,* t. XVI; 1892.) (P. 180.)

Verbist, Peeter, Het noorder deel van 't Graefschap Vlaendren, vervatende het Vrije. Anno 1644. (Un exemplaire de cette carte se trouve au Cabinet des Estampes de la Bibliothèque royale de Bruxelles.) (P. 201.)

Verstraete, E.-J., Nouvelles études sur le cours primitif de l'Escaut en aval de Gand. (*Bulletin de la Société belge de géographie,* t. II; 1878.) (P. 180.)

Voies navigables de la Belgique. Publication du Ministère des Travaux publics. Direction des travaux hydrauliques. Bruxelles, 1880. (P. 438.)

de Vries, H., 1901-1903, Die Mutationstheorie. 2 volumes. Leipzig, 1901-1903. (P. 493.)

— 1907, 1, De duinen langs het meer van Michigan. (*Album der Natuur,* 1907.) (P. 501.)

— 1907, 2, Plant-Breeding. Comments on the experiments of Nilsson and Burbank. London, 1907. (Pp. 494, 513.)

Vuyck, Laurens, De plantengroei der duinen. Leiden, 1898. (Pp. 331, 342, 344.)

WARMING, E., 1884, Om Skudbygning, Overvintring og Foryngelse. (*Naturhistorisk Forenings Festskrift.* Kjöbenhavn, 1884.) (P. 85 *e*.)

— 1891, De psammophile Formationer i Danmark. (*Videnskabelige Meddelelser fra den Naturh. Forening i Kjöbenhavn*, 1891, S. 153.) (Pp. 393, 394, 396, 397, 403, 473.)

— 1897, 1, Exkursionen til Skagen i Juli 1896. (*Botanisk Tidsskrift*, 21. Bind, S. 59; 1897.) (Pp. 393, 404, 449, 473.)

— 1897, 2, Botaniske Exkursioner. 3. Skarridsö. (*Videnskabelige Meddelelser fra den Naturh. Forening i Kjöbenhavn*, 1897, S. 164.) (Pp. 393, 449, 463.)

— 1902, Lehrbuch der œkologische Pflanzengeographie, 2. Aufl. der deutschen Ausgabe. Berlin, 1902. (Pp. 228, 365.)

— 1904, Bidrag til Vadernes, Sandenes og Marskens Naturhistorie. (*Mémoires de l'Académie des Sciences et des Lettres de Danemark*, 7e série, section des Sciences, t. II, nº 1 ; 1904.) (P. 425.)

— 1906, Dansk Plantevaekst. I. Strandvegetation. Kjöbenhavn og Kristiania, 1906. (Pp. 393, 394, 397, 413, 429, 430, 432, 434.)

WATSON, H.-C., A compendium of the *Cybele britannica*. London, 1870. — Supplement, 1872. (P. 2 *g*.)

WAUWERMANS, Note sur les variations de l'Escaut au XVIe siècle, à propos de l'exemplaire unique de la carte de Flandre de Mercator acquise par la ville d'Anvers. (*Bulletin de la Société de géographie d'Anvers*, t. I, p. 155; 1877.) (P. 200.)

WEBER, C.-A., 1896, Ueber die fossile Flora von Honerdingen und das nordwestdeutsche Diluvium. (*Abhandlungen herausgegeben vom naturwissenschaftlichen Verein zu Bremen*, Bd XIII, p. 413; 1896.) (Pp. 496, 514.)

— 1906, Die Geschichte der Pflanzenwelt der norddeutschen Tieflandes seit der Tertiärzeit. (*Résultats du Congrès international de Botanique de Vienne en 1905*, p. 98. Iena, 1906.) (Pp. 496, 509.)

— (Voir GRAEBNER, *1907*.)

WERY, JOSÉPHINE, Sur le littoral belge, 2e édition. Bruxelles, 1908. (Pp. 424, 469.)

WIESNER, J., 1893, Photometrische Untersuchungen auf Pflanzenphysiologischen Gebiete. (*Sitz-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien*, Meth.-Naturw. Classe, Bd 102, Abth. I; 1893.) (P. 213.)

— 1895, Untersuchungen über den Lichtgenuss der Pflanzen mit Rücksicht auf die Vegetation von Wien, Cairo und Buitenzorg (Java). (*Sitz-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien*, Math.-Naturw. Classe, Bd 104, Abth. I; 1895.) (P. 213.)

WHITNEY, M., Soil Fertility. (*U. S. Department of Agriculture*, Farmers Bulletin No 257; 1906.) (Une traduction de cette notice a paru dans *Annales de l'École nationale d'Agriculture de Montpellier*. Nouvelle série, t. VII, p. 89; octobre 1907.) (Pp. 305, 363, 367, 373, 412, 486.)

WHITNEY, C. AND CAMERON, F.-K., 1903, The Chemistry of the Soil as related to Crop Production. (*U. S. Department of Agriculture, Bureau of Soils*. Bulletin No 22; 1903.) (P. 305.)

— 1904, Investigations in Soil Fertility.) (*U. S. Department of Agriculture, Bureau of Soils*. Bulletin No 23; 1904.) (P. 305.)

WOLTERS, Évacuation des eaux des Flandres. (Octobre 1839.) (Des exemplaires de ces cartes se trouvent au Cabinet des estampes de la Bibliothèque royale de Bruxelles.) (P. 202.)

WOLLNY. (Voir HILGARD.)

ZOLLA, D., Revue annuelle d'Agronomie. (*Revue générale des sciences pures et appliquées*, 18e année, p. 319; 30 avril 1907.) Cette revue donne un résumé des idées de M. WHITNEY (*1906*).

LISTE ALPHABETIQUE DES PLANTES

Les nombres suivis de l'indice *g* se rapportent à la *liste géographique;* ceux qui sont suivis de l'indice *a,* à la *liste des associations;* ceux qui sont suivis de l'indice *e,* à la *liste éthologique.*

Les indications « phot. », « diagr. », « carte » renvoyent aux planches phototypiques, aux diagrammes et aux cartes.

A

Abies balsamea : Culture dans les dunes, 379.

A. concolor : id., 379.

A. grandis : id., 379.

A. nobilis : id., 379.

A. pectinata : id., 379.

A. Pichta : id., 379.

Acarospora Heppii : 48 *a.*

Acer californicum : Culture dans les dunes, 376, 383.

A. dasycorpum : id., 382.

A. macrophyllum : id., 382.

A. Negundo : id., 376, 383.

A. pennsylvanicum : id., 383.

A. rubrum : id., 382.

A. saccharinum : id., 383.

Achillea Millefolium : 34 *g*, 80 *a*, 98 *e*, 110 *e.* — Assimilation en toute saison, 258. — Sur les dunes fixées, 403. — Sur les dunes continentales, 501, 504.

A. Ptarmica : 34 *g*, 80 *a*, 120 *e.*

Acorus Calamus : 10 *g*, 60 *a*, 116 *e.*

Adoxa Moschatellina : 32 *g*. — Manque sur le littoral, 359.

Æcidium Jacobaeae : 40 *a*.

Æ. Parnassiae : 40 *a*.

Ægopodium Podagraria : 26 *g*, 72 *a*, 108 *e*. — Dans les bosquets des dunes, 418, 480.

Æthusa Cynapium : 26 *g*, 74 *a*, 108 *e*.

Agaricus campestris : 42 *a*.

Agrimonia Eupatoria : 20 *g*, 68 *a*, 106 *e*. — Hémicryptophyte, 263.

Agropyrum : Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 277. — Rigidité, 283.

A. acutum : 8 *g*, 58 *a*, 88 *e*. — Lutte pour l'existence, 359. — A la limite supérieure du schorre, 437. — Spécial au littoral, 505. — Distribution géographique, 508.

A. junceum : 8 *g*, 56 *a*, 88 *e*; phot. 10. — Rigidité, structure de la feuille, 282, 283. — Réduction de la transpiration, 292, 296. — Sur la plage, 394, 421, 505. — Distribution géographique, 488, 508.

A. pungens : 8 *g*, 58 *a*, 88 *e*, 100 *e*, 102 *e*; phot. 101. — Réduction de la transpiration, 295. — A la limite supérieure du schorre, 435. — Près des eaux saumâtres, 461. — Distribution géographique, 510.

A. repens : 8 *g*, 58 *a*, 102 *e*. — Structure de la feuille, 282, 296. — Manque dans le sable à *Cardium*, 471. — Sur les dunes continentales, 502.

Agrostemma Githago : 14 *g*.

Agrostis alba : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*, 114 *e*; phot. 49. — Rigidité, structure de la feuille, 279, 282, 296, 410. — Exigences alimentaires, 384, 386. — Dans les mares d'hiver, 413, 414. — A la limite supérieure du schorre, 437. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

A. salina : redevient *A. alba*, 495.

A. vulgaris : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*. — Sur les dunes continentales, 502.

Ailanthus glandulosa : Culture dans les dunes, 382.

Aira caryophyllea : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*; phot. 167. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 474. — Sur les dunes continentales, 502.

A. praecox : 6 *g*.

Ajuga reptans : 28 *g*, 76 *a*.

Alchemilla arvensis : 20 *g*.

Alisma Plantago : 4 *g*, 54 *a*, 114 *e*; phot. 118. — Assimilation en été, 260. — Hémicryptophyte, 264. — Rigidité, 279. — Exigences alimentaires, 384, 386. — Sur les alluvions fluviales, 445.

Alliaria officinalis : 18 *g*, 66 *a*, 106 *e*.

Allium oleraceum : 10 *g*.

A. vineale : 10 *g*, 60 *a*, 102 *e*. — Bulbe, 291. — Dans les dunes, 480. — Sur les dunes continentales, 502.

Alnus cordifolia : Culture dans les dunes, 380.

A. glutinosa : 40 *a*; phot. 64. — Dans la tourbe, 182, 183, 500. — Action du vent, 233. — Culture dans les dunes, 374, 417.

A. incana : Culture dans les dunes, 374, 376, 380.

A. oregona : Culture dans les dunes, 380.

Alopecurus agrestis : 6 *g*.

A. geniculatus : 6 *g*, 56 *a*, 102 *e*.

A. pratensis : 6 *g*, 56 *a*, 102 *e*.

Alsine tenuifolia : 14 *g*.

Althaea officinalis : 22 *g*, 70 *a*, 106 *c*. — Espèce méridionale, 218. — Assimilation en été, 260. – Près de sources salées, 512.

Alyssum calycinum : 18 *g*. — Calcicole, 390.

A. incanum : 18 *g*.

Amblystegium riparium : 52 *a*.

A. r. distichum : 52 *a*.

A. serpens : 52 *a*.

Ammophila arenaria : 6 *g*, 40 *a*, 56 *a*, 86 *e*; phot. 9, 15, 17, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 40; diagr. 7. — Mort des feuilles pendant l'hiver, 259. — Cryptophyte et hémicryptophyte, 265. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Plantation dans les dunes, 268, 269. – Persistance des poils radicaux, 273. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 277. — Rigidité, structure de la feuille, 282, 283, 410. — Portant des champignons saprophytes, 289. — Réduction de la transpiration, 292, 295, 297, 299. — Mosaïque foliaire, 302. — Défense contre les herbivores, 345. – Sur les dunes mobiles, 395, 396, 398, 399, 406. — Sur les dunes fixées, 402, 403, 406. — Dans les pannes sèches, 408. — Dans les pannes humides, 410. — Dans les mares d'hiver, 414. — Recherche le sable mobile, 482. — Distribution géographique, 488. — Sur les dunes continentales, 501, 502.

Amorpha fruticosa : Culture dans les dunes, 376, 382.

Anacamptis pyramidalis : 12 *g*, 88 *e*; carte, 12. — Tubercule, 290. — Calcicole, 390. — Dans les pannes humides, 410, 411.

Anagallis : Stomates aquifères, 301.

A. arvensis : 26 *g*, 74 *a*, 94 *c*.

A. coerulea : 26 *g*.

A. tenella : 26 *g*, 74 *a*, 120 *e*; phot. 52. — Localisation dans les pannes humides, 343, 412. — Dans les pannes humides, 410.

Anaptychia ciliaris : 46 *a*.

Anchusa officinalis : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*.

Anemone nemorosa : 16 *g*. — Végétation printanière, 256.

A. ranunculoides : 16 *g*.

Angelica sylvestris : 26 *g*, 74 *a*, 108 *e*.

Anthemis tinctoria : 32 *g*.

A. arvensis : 32 *g*.

A. Cotula : 32 *g*.

Anthoxanthum odoratum : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*, 102 *e*.

Anthriscus sylvestris : 24 *g*, 72 *a*, 108 *e*.

A. vulgaris : 24 *g*, 72 *a*. — Hémicryptophyte, 264. – Feuilles étalées en rosette, 270, 271.

Anthyllis Vulneraria : 20 *g*, 70 *a*, 92 *e*; phot. 79 *a*. — Bisannuel ou vivace, 257. — Hémicryptophyte, 264. — Réduction de la transpiration, 293. — Calcicole, 391. – Sur les dunes fixées, 402. — Manque sur le sable à *Cardium*, 471.

A. v. maritima : Distribution géographique, 489.

Antirrhinum Orontium : 30 *g*.

A. majus : 30 *g*.

Apera Spica-venti : 6 *g*, 56 *a*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

Apium graveolens : 24 *g*, 72 *a*, 108 *e*. — Sur les falaises, 229. — Sur les digues contre les schorres, 436. — Près des eaux saumâtres, 461. — Distribution géographique, 514.

A. inundatum : 24 *g*, 72 *a*, 118 *e*. — Dans les pannes humides, 412.

A. nodiflorum : 24 *g*, 72 *a*, 118 *e*. — Rigidité, 283. — Exigences alimentaires, 320.

A. repens : 24 *g*.

Arabis hirsuta : 18 *g*, 68 *a*, 92 *e*. — Bisannuel ou vivace, 257. — Réduction de la transpiration, 294. — Calcicole, 390. — Sur les dunes fixées, 402. — Manque sur le sable à *Cardium*, 471. — Sur les dunes continentales, 503.

Arctium majus : 34 *g*, 82 *a*.

A. minus : 34 *g*, 112 *e*.

Arenaria serpyllifolia : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*. — Végétation hivernale, 256. — Sur le sable à *Cardium*, 474. — Sur les dunes continentales, 503.

A. peploides : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*; phot. 6. — Assimilation en été, 260. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Rigidité, structure charnue de la feuille, 282, 290. — Sur la plage, 394, 505. — Distribution géographique, 508.

Aristolochia Clematitis : 12 *g*, 62 *a*, 90 *e*.

Armeria elongata : Distribution géographique, 488, 513.

A. maritima : 26 *g*, 74 *a*, 100 *e*; phot. 105. — Assimilation en toute saison, 258. — Hémicryptophyte, 263. — Rigidité, structure de la feuille, 282. — Réduction de la transpiration, 294. — Lutte pour l'existence, 356, 357, 358, 359. — Date de la floraison, 426. — Sur le schorre, 430, 431. — A la limite supérieure du schorre, 437. — Distribution géographique, 488, 489. — Origine géographique, 513.

Armillaria singulata : 42 *a*.

Arnica montana : en Ardenne et en Campine, 497.

Arnoseris minima : 34 *g*, 82 *a*. — Calcifuge, 391. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 480.

Arrhenatherum elatius : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*, 102 *e*. — Hémicryptophyte, 263. — Rigidité, structure de la feuille, 279, 282, 296, 410. — Mangé par les Lapins, 346. — Dans les pannes humides, 411. — Dans les bosquets des dunes, 419. — Sur les alluvions fluviales, 450. — Manque sur le sable à *Cardium*, 471.

Artemisia maritima : 34 *g*, 80 *a*, 100 *e*. — Réduction de la transpiration, 293, 298, 299. — Mosaïque foliaire, 302. — Sur le schorre, 430. — A la limite supérieure du schorre, 435. — Distribution géographique, 511. — Origine géographique, 512.

A. Abrotanum : Résiste aux hivers du littoral, 218.

A. vulgaris : 34 *g*, 80 *a*, 110 *e*. — Hémicryptophyte, 263. — Sur le sable à *Cardium*, 470.

Arthonia galactites : 48 *a*.

Arundinaria japonica : Culture dans les dunes, 379.

Asparagus officinalis : 10 *g*, 60 *a*, 88 *e*. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Rhizome, 291. — Réduction de la transpiration, 292, 364. — Mycorhizes, 331. — Sur les dunes fixées, 404, 505. — Origine géographique, 505. — Distribution géographique, 508. — Espèce méridionale, 509.

Asperula cynanchica : 30 *g*, 78 *a*, 96 *e*; phot. 79 A. — Calcicole, 391. — Manque sur le sable à *Cardium*, 472. — Sur les dunes continentales, 504.

Aspidium Filix-mas : 4 *g*. — Manque sur le littoral, 359.

A. spinulosum : Dans les bosquets du sable à *Cardium*, 475.

A. Thelypteris : 4 *g*. — Calcifuge? 392.

Asplenium Ruta-muraria : 4 *g*.

Aster Tripolium : 32 *g*, 80 *a*, 100 *e*, 110 *e*; phot. : 101, 102, 104. — Rigidité, structure de la feuille, 279, 282. — Entomophilie, 350. — Parasité par un insecte, 351. — Lutte pour l'existence, 352, 357. — Dans les polders, 364, 461. — Fenaison, 429. — Sur le schorre, 430. — Au bord des marigots du schorre, 433. — A la limite supérieure du schorre, 435. — Distribution géographique, 511.

Astragalus Glycyphyllos : 20 *g*.

Athyrium Filix-femina : 4 *g*. — Manque sur le littoral, 359.

Atriplex hastata : 14 *g*, 62 *a*, 104 *e*.

A. laciniata : 14 *g*, 62 *a*, 90 *e*, 104 *e*. — Réduction de la transpiration, 294, 299. — Sur la plage, 394, 505. — Sur les digues contre le schorre, 436. — Distribution géographique, 508.

A. littoralis : 14 *g*, 62 *a*, 90 *e*, 104 *e*. — Réduction de la transpiration, 294. — Sur la plage, 394, 505. — Sur les digues contre le schorre, 436, 466. — Distribution géographique, 508.

A. patula : 14 *g*, 62 *a*, 104 *e*.

A. pedunculata : 14 *g*. — Réduction de la transpiration, 294, 299.

A. portulacoides : 14 *g*, 62 *a*, 100 *e*; phot. 102. — Assimilation en toute saison, 256. — Chaméphyte, 263. — Structure charnue de la feuille, 282, 290. — Réduction de la transpiration, 294, 299. — Mosaïque foliaire, 302. — Au bord des marigots du schorre, 421, 430, 433. — Distribution géographique, 510.

Atropis : Origine des espèces, 513.

A. Borreri : 6 *g*.

A. distans : 6 *g*, 58 *a*, 98 *e*. — Distribution géographique, 511.

A. maritima : 6 *g*, 58 *a*, 98 *e*; phot. 102, 104, 105, 106. — N'habite pas les falaises, 229. — Hémicryptophyte, 263. — Rigidité, structure de la feuille, 282. — Réduction de la transpiration, 296. — Lutte pour l'existence, 352, 356, 358, 359. — Sur le schorre, 421, 431. — Fenaison, 429. — Au bord des marigots du schorre, 433. — A la limite supérieure du schorre, 437. — Distribution géographique, 511.

A. procumbens : 8 *g*.

Aucuba japonica : Résiste aux hivers du littoral, 215.

Aune, voir *Alnus glutinosa*.

Avena pubescens : 6 *g*. — Calcicole, 390.

A. sativa : 38 *a*. — Importance de la pluie, 506.

B

Bacidia herbarum : 48 *a*.

B. muscorum : 48 *a*.

Ballota nigra : 28 *g*, 76 *a*, 110 *e*.

Barbarea intermedia : 18 *g*.

B. vulgaris : 18 *g*.

Barbula convoluta : 50 *a*.

B. fallax : 50 *a*.

B. unguiculata : 50 *a*.

Beggiatoa : Dans les fosses du schorre : 434.

Bellis perennis : 32 *g*, 80 *a*, 98 *e*, 110 *e*. — Assimilation en toute saison, 257. — Manque sur le sable à *Cardium*, 472.

Beta maritima : 14 *g*, 62 *a*, 104 *e*. — Sur les digues près des schorres, 436, 466. — Distribution géographique, 514.

B. vulgaris (Betterave) : 38 *a*; phot. 181. — Culture dans les polders, 467.

Betula alba : Dans la tourbe, 182, 183, 500. — Action du vent, 234.

B. papyrifera : Culture dans les dunes, 380.

Bidens cernua : 32 *g*, 80 *a*, 120 *e*.

B. tripartita : 32 *g*, 80 *a*, 120 *e*.

Blechnum Spicant : 4 *g*.

Blyttia Lyelli : 50 *a*. — Dans les pannes humides, 408.

Bouleau, voir *Betula alba*.

Bovista plumbea : 42 *a*.

Brachypodium sylvaticum : 8 *g*.

Brachythecium albicans : 52 *a*. — Formant un écran sur le sable, 272. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 278. — Calcifuge? 392.

B. glareosum : 52 *a*.

B. rivulare : 52 *a*.

B. rutabulum : 52 *a*.

B. velutinum : 52 *a*.

B. v. intricatum : 52 *a*.

Brassica nigra : 18 *g*, 66 *a*. — Annuel estival, 259. — Messicole dans les dunes, 417. — Sur les alluvions fluviales, 437. — Sa vigueur sur les alluvions fluviales, 446. — Manque sur le sable à *Cardium*, 471.

B. Rapa : Culture dans les dunes, 416. — Non cultivé dans les polders, 467.

Briza media : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

Bromus arvensis : 8 *g*.

B. erectus : 8 *g*.

B. mollis : 8 *g*, 58 *a*, 86 *e*.

B. racemosus : 8 *g*.

B. secalinus : 8 *g*, 58 *a*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

B. sterilis : 8 *g*, 58 *a*, 102 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

B. tectorum : 8 *g*, 58 *a*, 86 *e*. — Structure de la feuille, 296. — Sur les dunes continentales, 502.

Broussonetia papyrifera : Culture dans les dunes, 381.

Brunella vulgaris : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*, 110 *e*. — Hémicryptophyte, 263. — Exigences alimentaires, 389. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

Bryonia dioica : 32 *g*, 80 *a*, 110 *e*. — Jeunes tiges coudées, 266. — Dissémination par les Oiseaux, 348. — Dans les bosquets des dunes, 419.

Bryum argenteum : 52 *a*. — Réviviscence, 287. — Sur les dunes fixées, 400.

B. caespititium : 52 *a*.

B. capillare : 52 *a*. — Réviviscence, 287.

B. pendulum : 52 *a*.

B. pseudotriquetrum : 52 *a*.

Buellia myriocarpa : 48 *a*.

Buis, voir *Buxus*.

Bupleurum rotundifolium : 24 *g*.

B. tenuissimum : 24 *g*, 72 *a*, 108 *e*. — Sur les digues contre les schorres, 436. — Distribution géographique, 514.

Butomus umbellatus : 6 *g*, 56 *a*, 114 *e*. — Dans les polders, 463.

Buxus sempervirens : Culture dans les dunes, 382. — Dans la tourbe ? 500.

C

Caeoma : 40 *a*.

Cakile maritima : 18 *g*, 66 *a*, 12 *e*; phot. 9. — N'habite pas les falaises, 229. — Annuel estival, 259. — Action sur le dépôt du sable, 268. — Structure charnue de la feuille, 290. — Lutte pour l'existence, 356. — Sur la plage, 394, 421, 505. — Sur les digues près des schorres, 436. — Distribution géographique, 508.

Calamagrostis epigeios : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*; phot. 46. — Mangé par les Lapins, 346. — Dans les pannes sèches, 408. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

C. lanceolata : 6 *g*, 56 *a*, 114 *e*. — Dans les polders, 465.

Calla palustris : Carte 13. — Manque sur le littoral, 481.

Callitriche : Assimilation en toute saison, 257.

C. autumnalis : 22 *g*.

C. obtusangula : 22 *g*.

C. stagnalis : 22 *g*, 70 *a*, 118 *e*. — Exigences alimentaires, 388.

C. verna : 22 *g*, 70 *a*, 118 *e*. — Exigences alimentaires, 388. — Sur les alluvions fluviales, 448. — Dans le sable à *Cardium*, 474.

Calluna vulgaris : 26 *g*, 74 *a*, 94 *e*; phot. 163, 166; carte 12. — Chaméphyte, 263. Réduction de la transpiration, 296. — Calcifuge, 317, 391. — Mycorhizes, 331. — Mangé par les Lapins, 345. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 474. — Dans les dunes du Danemark et de la Néerlande, 490. — Dans la tourbe, 500. — Sur les dunes continentales, 501, 503.

Caloplaca cerina : 46 *a*.

C. citrina : 46 *a*.

C. phlogina : 46 *a*.

C. pyracea : 46 *a*.

C. vitellina : 46 *a*.

C. vitellinula : 46 *a*.

Caltha palustris : 16 *g*, 64 *a*, 116 *e*; phot. 115. — Assimilation en toute saison, 260. — Sur les alluvions fluviales, 445, 449, 450. — Sa vigueur sur les alluvions fluviales, 446.

Calystegia sepium : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*, 108 *e*.

C. Soldanella : 28 *g*, 38 *a*, 76 *a*, 96 *e*. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Structure charnue de la feuille, 290. — Mycorhizes, 331. — Sur les dunes mobiles, 396, 397, 398, 505. — Sur les dunes fixées, 404. — Manque au sable à *Cardium*, 472. — Distribution géographique, 488, 508, 509.

Camelina dentata : 18 *g*.

C. sylvestris : 18 *g*.

Campanula Rapunculus : 32 *g*.

C. rapunculoides : 32 *g*.

C. rotundifolia : 32 *g*.

Camptothecium lutescens : 52 *a*. — Formant un écran sur le sable, 272. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 278. — Sur les pentes les plus humides, 406.

Candelaria vitellina : 46 *a*.

Capsella Bursa Pastoris : 18 *g*, 66 *a*.

Cardamine amara : 18 *g*, 66 *a*, 106 *e*. — Sur les digues, 359.

C. hirsuta : 18 *g*.

C. pratensis : 18 *g*, 66 *a*, 92 *e*, 106 *e*; phot. 115. — Sur les digues contre les alluvions fluviales, 450.

Carduus crispus : 34 *g*.

C. nutans : 34 *g*.

C. tenuiflorus : 34 *g*.

Carex : Espèces aquatiques, 486.

C. acuta : 8 *g*, 58 *a*, 88 *e*, 114 *e*.

C. arenaria : 8 *g*, 58 *a*, 88 *e*, 114 *e*; phot. 30, 35, 56, 71, 178, 179; diagr. 7. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Fixant le sable, 273. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 276, 277. — Défense contre les herbivores, 345, 355, 474. — Exigences alimentaires, 386. — Sur les dunes mobiles, 396, 397, 398, 406. — Sur les dunes fixées, 406. — Dans les pannes humides, 410. — Dans les mares d'hiver, 414. — A la limite supérieure du schorre, 437. — Sur le sable à *Cardium*, 474. — Recherche le sable mobile, 481. — Distribution géographique, 488. — Sur les dunes continentales, 502.

C. distans : 10 *g*, 58 *a*, 88 *e*; phot. 108. — A la limite supérieure du schorre, 437.

C. disticha : 8 *g*.

Carex divisa : 8 *g*.

C. echinata : 8 *g*.

C. extensa : 8 *g*.

C. flava : 8 *g*, 58 *a*, 88 *e*, 114 *e*. — Exigences alimentaires, 386.

C. glauca : 8 *g*.

C. Goodenowii : 8 *g*, 58 *a*. — Assimilation en toute saison, 258. — Exigences alimentaires, 386.

C. hirta : 10 *g*, 60 *a*, 88 *e*, 102 *e*. — Exigences alimentaires, 387.

C. leporina : 8 *g*, 58 *a*, 102 *e*, 114 *e*.

C. muricata : 8 *g*, 58 *a*, 102 *e*. — Dans les polders, 463.

C. pallescens : 8 *g*, 114 *e*.

C. panicea : 8 *g*, 58 *a*, 114 *e*. — Dans les pannes, 359.

C. praecox : 8 *g*.

C. pseudo-Cyperus : 10 *g*, 38 *a*, 58 *a*, 114 *e*. — Mort des feuilles pendant l'hiver, 259. — Exigences alimentaires, 386.

C. remota : 8 *g*; carte 11. — Manque sur le littoral parce qu'il exige de l'ombre, 359, 419, 480, 507.

C. riparia : 10 *g*, 60 *a*, 116 *e*. — Exigences alimentaires, 387. — Dans les polders, 463.

C. spadicea : 10 *g*, 60 *a*, 116 *e*.

C. stricta : 8 *g*.

C. sylvatica : 10 *g*. — Manque sur le littoral, 419.

C. trinervis : 8 *g*, 58 *a*, 85 *e*; carte 10. — Distribution géographique, 488, 508, 509. — Dans les pannes, 505.

C. vesicaria : 10 *g*, 58 *a*, 114 *e*.

C. vulpina : 8 *g*, 58 *a*, 102 *e*. — Hémicryptophyte, 263. — Exigences alimentaires, 386.

Carlina vulgaris : 34 *g*, 82 *a*, 98 *e*. — Sur les falaises, 229. — Manque au sable à *Cardium*, 472. — Sur les dunes continentales, 504.

Carya alba : Culture dans les dunes, 380.

C. olivaeformis : id., 380.

C. porcina : id., 380.

C. sulcata : id., 380.

C. tomentosa : id., 380.

Castanea vulgaris americana : id., 380.

Catabrosa aquatica : 6 *g*.

Catharinea undulata : 52 *a*.

Catillaria prasiniza : 46 *a*.

Catolechia canescens : 48 *a*.

Centaurea Calcitrapa : 34 *g*, 82 *a*, 112 *e*.

C. Cyanus : 34 *g*.

C. Jacea : 34 *g*, 82 *a*, 98 *e*, 112 *e*. — Hémicryptophyte, 263.

Cephalozia bicuspidata : 50 *a*.

C. divaricata : 50 *a*.

C. d. byssacea : 50 *a*.

Cerastium arvense : 14 *g*, 64 *a*, 104 *e*. — Chaméphyte, 263.

C. caespitosum : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*, 104 *e*. — Dans le sable à *Cardium*, 473. — Sur les dunes continentales, 502.

C. glomeratum : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*, 104 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471. — Sur les dunes continentales, 503.

C. pumilum : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*. — Végétation hivernale, 256. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

C. semidecandrum : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*; phot. 76. — Végétation hivernale, 256. — Feuilles étalées en rosette, 269. — Lutte pour l'existence, 352. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

C. tetrandrum : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471. — Sur les dunes fixées, 505. — Distribution géographique, 508.

Ceratodon purpureus : 50 *a*. — Réviviscence, 287. — Sur les dunes fixées, 400, 436.

C. p. pallidus : 50 *a*.

Ceratophyllum : Découpure des feuilles, 302. — Dans les eaux des polders. 462.

C. demersum : 16 *g*, 64 *a*, 116 *e*. — Exigences alimentaires, 388.

C. submersum : 16 *g*, 64 *a*, 116 *e*.

Cercidiphyllum japonicum : Culture dans les dunes, 381.

Cetraria aculeata var. *edentula* : 44 *a*; phot. 82. — Sur le sable, 288.

C. a. var. *spadicea* : 44 *a*.

Chaerophyllum temulum : 24 *g*, 72 *a*, 108 *e*.

Chamaecyparis obtusa : Culture dans les dunes, 379.

C. pisifera : id., 379.

Chara : Dans les dunes, 321.

C. aspera : id., 384.

C. foetida : id., 384.

C. hispida : id., 384.

Cheiranthus Cheiri : 18 *g*.

Chelidonium majus : 16 *g*, 66 *a*, 104 *e*.

Chêne, voir *Quercus pedunculata*.

Chenopodium album : 14 *g*, 62 *a*.

C. ficifolium : 14 *g*.

C. hybridum : 14 *g*.

C. murale : 14 *g*.

C. opulifolium : 14 *g*.

C. polyspermum : 14 *g*, 62 *a*, 104 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

C. rubrum : 14 *g*, 62 *a*, 116 *e*.

C. Vulvaria : 14 *g*.

Chlora perfoliata : 26 *g*, 74 *a*, 96 *e*.

Chromatium : Dans les fosses du schorre, 434.

Chrysanthemum Leucanthemum : 34 *g*, 80 *a*, 98 *e*, 110 *e*. — Assimilation en toute saison, 258.

C. segetum : 34 *g*.

C. vulgare : 34 *g*, 80 *a*. — Assimilation en été, 260.

Chrysosplenium alternifolium : 18 *g*.

Cichorium Intybus : 34 *g*, 82 *a*, 112 *e*.

Cicuta virosa : 24 *g*, 72 *a*, 118 *e*; phot. 151. — Hémicryptophyte, 264.

Circaea lutetiana : 24 *g*.

Cirsium acaule : 34 *g*, 82 *a*, 98 *e*; carte 14. — Réduction de la transpiration, 294. — Mycorhizes, 331. — Calcicole, 391.

C. anglicum : 34 *g*, 82 *a*, 120 *e*.

C. arvense : 34 *g*, 38 *a*, 82 *a*, 112 *e*.

C. eriophorum : 34 *g*.

C. lanceolatum : 34 *g*, 82 *a*, 98 *e*, 112 *e*. – Bisannuel, 257.

C. oleraceum : 34 *g*, 112 *e*; carte 10. — Distribution géographique, 508.

C. palustre : 34 *g*, 82 *a*, 98 *e*.

Cladina sylvatica f. tenuis : 44 *a*.

C. s. f. arbuscula : 44 *a*; phot. 168. — Formant un écran sur le sable, 272. — Réviviscence, 287.

Cladium Mariscus : 8 *g*.

Cladonia : Dans les dunes, 436.

C. alcicornis : 44 *a*. — Formant un écran sur le sable, 272. — Réviviscence, 287.

C. crispata : 44 *a*.

C. fimbriata f. prolifera : 44 *a*.

C. furcata : 44 *a*.

C. f. var. *racemosa* : 44 *a*.

C pityrea : 44 *a*.

C. pyxidata var. *neglecta* : 44 *a*.

C p. f. syntheta : 44 *a*.

C. p. var. *chlorophoea f. simplex* : 44 *a*.

C. rangiformis var. *pungens f. foliosa* : 44 *a*. — Dans les pannes sèches, 408.

Cladophora : phot. 102, 104. — Sur le slikke, 429. — Dans les marigots du schorre, 433.

Claviceps purpurea : 40 *a*. — Sur *Ammophila*, 396, 402.

Clematis Vitalba : 16 *g*.

Climacium dendroides : 52 *a*; phot. 176. — Dans les pannes sèches, 408.

Clitocybe cyathiformis : 42 *a*.

C. dealbata : 42 *a*.

C. obsoleta : 42 *a*.

C. parilis : 42 *a*.

Cochlearia Armoracia : 18 *g*.

C. danica : 18 *g*, 66 *a*, 106 *e*; carte 10. — Sur les digues près de la mer, 467. — Distribution géographique, 514.

C. officinalis : 18 *g*.

Colchicum autumnale : 10 *g*.

Coleosporium Rhinanthacearum : 40 *a*.

C. Synantherarum : 40 *a*.

Collema : Dans les pannes humides, 409.

C. cheilum : 48 *a*.

C. nigrescens var. *purpuraceum* : 48 *a*.

C. pulposum : 48 *a*.

C. tenax var. *palmatum* : 48 *a*. — Sur les dunes fixées, 400.

Conium maculatum : 24 *g*.

Convallaria majalis : 10 *g*. — Végétation printannière, 456. — Manque sur le littoral, 359.

Convolvulus arvensis : 28 *g* 76 *a*, 96 *e*, 108 *e*; phot. 79 B — Mosaïque foliaire, 302. — Sur les dunes fixées, 404.

Cornus sanguinea : 26 *g*.

Coronopus procumbens : 18 *g*, 66 *a*, 104 *e*. — Annuel estival, 259. — Tiges étalées en rosette, 271.

Corrigiola littoralis : 16 *g*.

Cortinarius castaneus : 42 *a*.

C. torvus : 42 *a*

Corydalis claviculata : 16 *g*.

C. solida : 16 *g*.

Corylus Avellana (Noisetier) : Dans la tourbe, 500.

Corynephorus canescens : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*; phot. 74, 78. — Assimilation en toute saison, 258. — Hémicryptophyte, 263. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 277, 278. — Rigidité, structure de la feuille, 282, 283, 410. — Réduction de la transpiration, 296, 299. — Lutte pour l'existence, 354. — Calcifuge? 392. — Sur les dunes fixées, 403, 406. — Dans les pannes sèches, 408. — Sur le sable à *Cardium*, 473. — Recherche le sable mobile, 482. — Sur les dunes continentales, 502.

Cotinus Coggygria : Culture dans les dunes, 382.

Crepis biennis : 34 *g*.

C. taraxacifolia : 34 *g*.

C. virens : 34 *g*, 82 *a*, 98 *e*, 112 *e*. — Sur les dunes continentales, 504.

Crithmum maritimum : Sur les falaises, 229.

Cuscuta densiflora : 28 *g*.

C. Epithymum : 28 *g*. — Parasite sur le Trèfle, 361.

C. europaea : 28 *g*.

Cynoglossum officinale : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*; carte 14. — Hémicryptophyte, 261. — Racine charnue, 291. — Calcicole, 391. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

Cynosurus cristatus : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*, 102 *e*. — Défense contre les herbivores, 347.

Cystopteris fragilis : 4 *g*.

Cystopus Tragopogonis : 38 *a*.

Cytisus scoparius : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*; phot. 169, 175; carte 12. — Chaméphyte, 263. — Réduction de la transpiration, 292. — Calcifuge, 317, 391. — Défense contre les herbivores, 345. — Culture dans les dunes, 382. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 474, 475. — Dans les dunes du Danemark et de la Néerlande, 490.

D

Dactylis glomerata : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*, 102 *e*. — Assimilation en toute saison, 256. — Défense contre les herbivores, 347. — Sur les alluvions fluviales, 450. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

Datura Stramonium : 28 *g*.

Daucus Carota : 26 *g*, 74 *a*, 108 *e*; phot. 101. — Bisannuel, 257.

Deschampsia caespitosa : 6 *g*, 56 *a*, 102 *e*.

D. flexuosa : 6 *g*.

Dianthus Armeria : 14 *g*.

Dicranella heteromalla : 50 *a*.

Dicranum scoparium orthophyllum : 50 *a*.

Dilaena, voir *Blyttia*.

Diplotaxis muralis : 18 *g*.

D. tenuifolia : 18 *g*, 66 *a*, 106 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

Dipsacus sylvestris : 32 *g*, 80 *a*, 110 *e*.

Draba verna : 18 *g*, 66 *a*, 92 *e*; phot. 74. — Végétation hivernale, 256. — Feuilles étalées en rosette, 269. — Lutte pour l'existence, 352. — Sur les dunes fixées, 402. — Manque au sable à *Cardium*, 481. — Sur les dunes continentales, 503.

Drosera rotundifolia : 18 *g*; carte 14. — Calcifuge, 391, 481. — Dans les dunes du Danemark et de la Néerlande, 490.

E

Echinodorus ranunculoides : 6 *g*, 54 *a*, 114 *e*. — Exigences alimentaires, 386. — Calcifuge, 392.

Echium vulgare : 28 *g*, 76 *a*.

Eleocharis multicaulis : 8 *g*.

E. palustris : 8 *g*, 58 *a*, 114 *e*. — Assimilation en été, 261. — Rigidité, 283. — Réduction de la transpiration, 292. — Sur les alluvions fluviales, 357, 449. — Exigences alimentaires, 386.

E. uniglumis : 8 *g*.

Elisma natans : 4 *g*, 54 *a*, 214 *e*. — Dans les polders, 463.

Elodea canadensis : 6 *g*, 56 *a*, 114 *e*. — Exigences alimentaires, 320, 326, 386, 464.

Elodes palustris : 22 *g*; carte 13. — Calcifuge, 391, 481.

Elymus arenarius : 8 *g*, 38 *a*, 58 *a*, 86 *e*. — Rigidité, structure de la feuille, 282, 283. — Réduction de la transpiration, 292, 293, 295. — Sur les dunes mobiles, 398, 403, 406, 505. — Distribution géographique, 508.

Empetrum nigrum : carte 14. — Dans les dunes du Danemark et de la Néerlande, 490.

Endophyllum Sempervivi : 40 *a*.

E. Sedi : 40 *a*.

Enteromorpha compressa : phot. 3. — Sur la slikke, 429. — Dans les fosses du schorre, 434.

E. incestinalis : phot. 136. — Dans les eaux saumâtres, 461. — Dans les canaux, 465.

Epilobium angustifolium : 24 *g*.

E. hirsutum : 24 *g*, 72 *a*, 108 *e*. — Sur les alluvions fluviales, 446, 449.

E. montanum : 24 *g*.

E. palustre : 24 *g*.

E. parviflorum : 24 *g*, 40 *a*, 72 *a*, 108 *e*. — Sur les alluvions fluviales, 449.

E. roseum : 24 *g*.

Épine, voir *Mespilus monogyna.*

Epipactis latifolia : 12 *g*, 60 *a*, 88 *e*. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Mycorhizes, 331. — Pollination par les Diptères, 350. — Sur les dunes fixées, 404. — Dans les pannes sèches, 408. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

E. palustris : 12 *g*, 60 *a*, 88 *e*; phot. 51. — Dans les pannes très humides, 343. — Pollination par les Diptères, 350. — Exigences alimentaires, 387. — Dans les pannes humides, 409, 411, 412.

Equisetum : Jeunes tiges écailleuses, 266. — Réduction de la transpiration, 292.

E. arvense : 4 *g*, 54 *a*, 86 *e*, 100 *e*. — Tiges étalées sur le sol, 271.

E. Heleocharis (*E. limosum* L.) 4 *g*, 54 *a*, 112 *e*; phot. 135. — Cryptophyte, 265. — Rigidité, 283. — Exigences alimentaires, 464. — Dans le sable à *Cardium*, 474.

E. palustre : 4 *g*, 54 *a*, 86 *e*, 100 *e*. — Sur les falaises, 229.

E. variegatum : 4 *g*, 54 *a*, 86 *e*.

Erigeron acre : 32 *g*, 80 *a*, 98 *e*, 110 *e*. — Sur les dunes continentales, 504.

E. canadense : 32 *g*, 80 *a*.

Erophorum angustifolium : 8 *g*, 58 *a*, 114 *e*. — Dans les polders, 465.

Erodium cicutarium : 22 *g*, 70 *a*, 92 *e*; phot. 71. — Échauffement des feuilles étalées sur le sable, 219. — Hémicryptophyte, 263. — Feuilles étalées en rosette, 269, 270, 271. — Racine charnue, 291. — Pollination par les Diptères, 350. — Lutte pour l'existence, 353, 354. — Sur les dunes fixées, 402.

Eryngium campestre : 24 *g*, 72 *a*, 108 *e*.

E. maritimum : 24 *g*, 72 *a*, 94 *e*; phot. 36. — Assimilation en été, 260. — Cryptophyte et hémicryptophyte, 265. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 276. — Longueur des racines, 289. — Rhizome, 291. — Réduction de la transpiration, 299. — Défense contre les herbivores, 345. — Pollination par les Lépidoptères, 349. — Sur les dunes mobiles, 396, 397, 398. — Manque au sable à *Cardium*, 472. — Distribution géographique, 488.

Erysiphe Cichoracearum : 40 *a*. — Sur *Plantago maritima*, 431.

E. communis : 40 *a*.

E. Martii : 40 *a*.

Erysimum cheiranthoides : 18 *g*, 68 *a*, 106 *e*.

Erythraea Centaurium : 26 *g*, 74 *a*, 94 *e*. — Localisation dans les pannes, 343. — Exigences alimentaires, 389. — Dans les pannes humides, 410. — Dans le sable à *Cardium*, 474.

Erythraea linariifolia : 26 *g*, 74 *a*, 96 *e*. — Localisation dans les pannes très humides, 343, 505. — Distribution géographique, 508.

E. pulchella : 26 *g*, 74 *a*, 94 *e*. — Hémicryptophyte, 264. — A la limite supérieure du schorre, 437.

Euglena deses : Sur les alluvions fluviales, 448, 451.

Eupatorium cannabinum : 32 *g*, 80 *a*, 100 *e*. — Mycorhizes, 331. — Exigences alimentaires, 38 .

Euphorbia Cyparissias : 22 *g*.

E. dulcis : 22 *g*.

E. exigua : 22 *g*, 70 *a*. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

E. Esula : 22 *g*.

E. helioscopia : 22 *g*, 70 *a*. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

E. Paralias : 22 *g*, 70 *a*, 94 *e*; phot. 27; carte 10. — Assimilation en toute saison, 258. — Devient rouge en hiver, 262. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 276. — Structure charnue, 290. — Réduction de la transpiration, 293. — Mycorhizes, 331. — Défense contre les herbivores, 345. — Pollination par les Diptères, 350. — Sur les dunes mobiles, 396, 397, 398, 399, 400, 403, 505. — Distribution géographique, 488, 508.

E. Peplus : 22 *g*, 40 *a*, 70 *a*. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

E. platyphyllos : 22 *g*.

Euphrasia Odontites : 30 *g*, 40 *a*, 78 *a*, 110 *e*. — Messicole dans les dunes, 417.

E. officinalis : 30 *g*, 40 *a*, 78 *a*, 96 *e*. — Annuel estival, 259. — Dans les pannes humides, 410.

Eurynchium praelongum : 52 *a*.

E. Stokesii : 52 *a*.

Evernia prunastri : 44 *a*; phot. 82. — Sur le sable, 288.

E. p. var. *stictocera* : 44 *a*.

Evonymus japonicus : Résiste aux hivers du littoral, 215.

F

Fagus sylvatica : Date de feuillaison, 253.

F. elatior : 8 *g*, 58 *a*, 86 *e*, 102 *e*. — Rigidité, structure de la feuille, 279, 282, 296, 410. — Mangé par les Lapins, 346. — Dans les pannes humides, 411.

F. ovina : 8 *g*, 58 *a*, 86 *e*. — Rigidité, structure de la feuille, 282, 283, 410. — Réduction de la transpiration, 296, 299. — Sur les dunes fixées, 403. — Sur le sable à *Cardium*, 473. — Sur les dunes continentales, 502.

Festuca Pseudo-Myuros : 8 *g*.

F. rubra : 8 *g*, 58 *a*, 86 *e*, 100 *e*; phot. 22, 75. — Rigidité, structure de la feuille, 282, 283, 410. — Réduction de la transpiration, 293, 295, 299. — Lutte pour l'existence, 353, 354. — Sur les dunes mobiles, 307, 505. — Sur les dunes fixées, 403, 406. — Dans les pannes sèches, 408. — A la limite supérieure du schorre, 435. — Sur les dunes continentales, 502. — Distribution géographique, 511.

F. r. arenaria : Distribution géographique, 489.

F. sciuroides : 8 *g*.

Féverole, voir *Vicia Faba*.

Filago germanica : 32 *g*.

F. minima : 32 *g*, 80 *a*, 98 *e*. — Réduction de la transpiration, 293. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 480. — Sur les dunes continentales, 504.

Fissidens adianthoides : 50 *a*.

F. taxifolius : 50 *a*.

Flammula vinosa : 42 *a*.

Fontinalis antipyretica : 52 *a*.

Fragaria vesca : 20 *g*.

Fraxinus americana : Culture dans les dunes, 383.

F. excelsior : id., 383. — Action du vent, 233. — Dans la tourbe, 500.

F. nigra : Culture dans les dunes, 383.

F. oregona : id., 383.

F. Ornus : id., 383.

F. pubescens : id., 376, 383.

Frêne, voir *Fraxinus excelsior*.

Froment, voir *Triticum vulgare*.

Frullania dilatata : 50 *a*. — Epiphyte, 289.

Fumaria capreolata : 16 *g*.

F. densiflora : 16 *g*.

F. officinalis : 16 *g*, 60 *a*.

Fucus platycarpus . phot. 2.

F. vesiculosus : phot. 2, 3.

G

Galanthus nivalis : 10 *g*.

Galeopsis Tetrahit : 28 *g*.

Galium : Jeunes tiges écailleuses, 266.

G. Aparine : 30 *g*, 78 *a*.

G. Cruciata : 32 *g*; carte 10. — Manque sur le littoral, 218.

G. Mollugo : 30 *g*, 78 *a*, 96 *e*. - Assimilation en toute saison, 258. — Finesse des racines, 273. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 278. — Parasité par *Thesium*, 361. — Sur les dunes fixées, 404. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

G. palustre : 32 *g*, 78 *a*, 120 *e*.

G. saxatile : 32 *g*, 78 *a*, 96 *e*.

G. uliginosum : 32 *g*, 78 *a*, 120 *e*.

G. verum : 30 *g*, 78 *a*, 96 *e*; phot. 79 B. — Finesse des racines, 273. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 278. — Lutte pour l'existence, 354. — Parasité par *Thesium*, 361. — Sur les dunes fixées, 404. — Dans les pannes sèches, 408. — Distribution géographique de la variété littorale, 489. — Sur les dunes continentales, 504.

Genista anglica : 20 *g*; carte 14. — Calcifuge, 391.

Gentiana amarella : 26 *g*, 74 *a*, 96 *e*. — Localisation dans les pannes très humides, 343, 410, 505. — Distribution géographique, 508.

G. Pneumonanthe : carte 14. — Dans les dunes du Danemark et de la Néerlande, 490.

Gentianacées : Mycorhizes, 330, 411.

Geopyxis ammophila : 42 *a*.

Geranium columbinum : 22 *g*.

G. dissectum : 22 *g*, 106 *e*.

G. molle : 22 *g*, 70 *a*, 106 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

G. phaeum : 22 *g*.

G. pusillum : 22 *g*.

G. pyrenaicum : 22 *g*.

G. Robertianum : 22 *g*.

Geum urbanum : 20 *g*, 68 *a*, 106 *e*.

Glaucium flavum : 16 *g*. — Espèce méridionale, 215.

Glaux maritima : 26 *g*, 74 *a*, 100 *e*, 108 *e*. — Assimilation en toute saison, 256. — Lutte pour l'existence, 356. — Sur le schorre, 430, 431. — A la limite supérieure du schorre, 435. — Distribution géographique, 511.

Glecoma hederacea : 28 *g*, 76 *a*, 110 *e*. — Assimilation en toute saison, 256. — Chaméphyte, 263. — Exigences alimentaires, 389. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

Gleditschia triacanthos : Culture dans les dunes, 381.

Glyceria aquatica : 6 *g*, 38 *a*, 56 *a*, 114 *e*; phot. 53, 115. — Fourrage, 348. — Exigences alimentaires, 384, 386, 390. — Sur les alluvions fluviales, 445, 449. — Dans le sable à *Cardium*, 474.

G. fluitans (*G. plicata*) : 6 *g*, 40 *a*, 56 *a*, 114 *e*. — Rigidité, 279.

Gnaphalium luteo-album : 32 *g*, 80 *a*. — Annuel estival, 259. — Messicole dans les dunes, 417.

G. sylvaticum : 32 *g*, 80 *a*, 98 *e*. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 480. — Sur les dunes continentales, 504.

G. uliginosum : 32 *g*, 80 *a*. — Sur le sable à *Cardium*, 470.

Gyalolechia lactea : 46 *a*. — Sur les coquilles, 400.

Gymnadenia conopsea : 12 *g*.

Gymnocladus canadensis : Culture dans les dunes, 381.

H

Halesia tetraptera : Culture dans les dunes, 383.

Hebeloma crustuliniforme : 42 *a*. — Dans les pannes humides, 408.

Hedera Helix : 24 *g*.

Heleocharis, voir *Eleocharis*.

Helianthemum Chamaecistus : 22 *g*, 72 *a*. — Chaméphyte, 263. — Calcicole, 391. — Dans les pannes, 408, 412. — Manque au sable à *Cardium*, 472. — Sur les dunes continentales, 503.

Heracleum Sphondylium : 26 *g*, 74 *a*, 108 *e*.

Herminium Monorchis : 12 *g*, 60 *a*, 88 *e*; phot. 51; carte 12. — Tubercule, 290. — Localisation dans les pannes très humides, 343, 364, 410, 411, 412. — Exigences alimentaires, 387. — Calcicole, 390.

Hieracium Auricula : 34 *g*.

H. murorum : 34 *g*.

H. Pilosella : 34 *g*, 82 *a*, 98 *e*. — Hémicryptophyte, 265. — Réduction de la transpiration, 293. — Sur les dunes continentales, 504.

H. sylvaticum : 34 *g*.

H. umbellatum : 34 *g*, 40 *a*, 82 *a*, 98 *e*, 112 *e*; phot. 81. — Feuilles étalées en rosette, 269. — Réduction de la transpiration, 294. — Lutte pour l'existence, 354. — Sur les dunes fixées, 402, 404.

Hippocrepis comosa : Calcicole, 317.

Hippophaës rhamnoides : 24 *g*, 72 *a*, 94 *e*; phot. 37, 39, 43, 80, 174; carte 11; diagr. 7. — Action du vent, 234. — Assimilation en été, 259. — Chaméphyte, 263. — Action sur le dépôt du sable, 268. — Dans les pannes, 270, 359. — Résistance au déchaussement, 278, 279. — Réduction de la transpiration, 293. — Défense contre les herbivores, 345, 346. — Dissémination par les Oiseaux, 349. — Lutte pour l'existence, 355. — Protégeant d'autres plantes, 360. — Sur les dunes mobiles, 396, 397, 398, 403. — Dans les pannes, 406, 407, 412, 474. — Manque au sable à *Cardium*, 472. — Introduit dans les dunes internes, 476. — Origine géographique, 505, 509. — Distribution géographique, 508.

Hippuris vulgaris : 24 *g*, 72 *a*, 118 *e*. — Assimilation en été, 260. — Cryptophyte, 265. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Rigidité, 279. — Exigences alimentaires, 388, 390.

Holcus lanatus : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*, 102 *e*.

H. mollis : 6 *g*, 56 *a*, 114 *e*.

Holosteum umbellatum : 14 *g*.

Homalothecium sericeum : 52 *a*.

Hordeum maritimum : 8 *g*, 58 *a*, 102 *e*. — Annuel estival, 259. — Sur les digues près de la mer, 467.

H. murinum : 8 *g*, 58 *a*, 102 *e*.

H. secalinum : 8 *g*, 58 *a*, 102 *e*; phot. 140. — Défense contre les herbivores, 347.

Hottonia palustris : 26 *g*, 74 *a*, 120 *e*.

Humulus Lupulus : 12 *g*, 40 *a*, 62 *a*, 104 *e*. — Dans les bosquets des dunes, 419. — Sur les dunes continentales, 502.

Hydrocharis Morsus-Ranae : 6 *g*, 56 *a*, 114 *e*. — Assimilation en été, 261. — Mosaïque foliaire, 302. — Exigences alimentaires, 320, 386, 390. — Dans l'eau calme, 327. — Dans les eaux des polders, 462.

Hydrocharitacées : Dans les polders, 463.

Hydrocotyle vulgaris : 24 *g*, 72 *a*, 94 *e*, 118 *e*; phot. 52. — Exigences alimentaires, 388. — Dans les pannes humides, 410, 412. — Dans le sable à *Cardium*, 474.

Hygrophorus conicus : 42 *a*. — Dans les pannes humides, 409.

H. psittacinus : 42 *a*.

Hylocomium splendens gracilius : 52 *a*.

H. squarrosum : 52 *a*. — Dans le sable à *Cardium*, 473.

H. triquetrum : 52 *a*; phot 176. — Formant un écran sur le sable, 272. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 278. — Dans le sable à *Cardium*, 473.

Hyoscyamus niger : 28 *g*.

Hypericum humifusum : 22 *g*.

H. perforatum : 22 *g*, 70 *a*, 94 *e*, 108 *e*.

H. quadrangulum : 22 *g*.

H. tetrapterum : 22 *g*, 70 *a*, 94 *e*, 108 *e*.

Hypnum aduncum : 52 *a*. — A la limite supérieure du schorre, 437. — Dans la tourbe, 500.

H. a. pseudofluitans : 52 *a*.

H. cupressiforme : 52 *a*. — Formant un écran sur le sable, 272. — Sur les pentes les plus humides, 406. — Dans les pannes sèches, 408.

H. c. lacunosum : 52 *a*.

H. cuspidatum : Dans la tourbe, 500.

H. filicinum : 52 *a*.

H. fluitans : 52 *a*.

H. lycopodioides : 52 *a*. — Dans les pannes humides, 412.

H. polygamum : 52 *a*. — Dans les pannes humides, 412.

H. purum : 52 *a*. — Dans le sable à *Cardium*, 473.

H. Schreberi : 52 *a*.

Hypochoeris glabra : 34 *g*.

H. radicata : 34 *g*, 82 *a*, 98 *e*, 112 *e*. — Assimilation en toute saison, 257. — Feuilles étalées en rosette, 269. — Sur les dunes fixées, 403. — Sur les dunes continentales, 504.

I

Inocybe asinina : 42 *a*.

I. dulcamara : 42 *a*.

I. fibrosa : 42 *a*. — Sur les dunes mobiles, 395, 396.

I. rimosa : 42 *a*.

Inula Conyza : 32 *g*.

I. britannica : 32 *g*.

Iris pseudo-Acorus : 10 *g*, 60 *a*, 116 *e*. — Mort des feuilles pendant l'hiver, 259. — Exigences alimentaires, 384, 387. — Dans la tourbe, 500.

Ithyphallus impudicus : 42 *a*.

J

Jasione montana : 32 *g*, 80 *a*, 98 *e*; phot. 75, 79 A, 177. — Hémicryptophyte, 264. — Protection des jeunes feuilles, 267. — Pollination par les Lépidoptères, 349. — Parasité par un Phytoptide, 351. — Lutte pour l'existence, 354. — Sur les dunes fixées, 403. — Sur le sable à *Cardium*, 473. — Sur les dunes continentales, 504

Juglans nigra : Culture dans les dunes, 380.

J. regia : phot. 129, 130, 131, 162. — Culture sur les digues, 468. — Dans la tourbe, 500.

Juncus acutiflorus : 10 *g*, 60 *a*, 88 *e*.

J. anceps : 10 *g*. — Espèce méridionale, 215.

J. bufonius : 10 *g*, 60 *a*, 88 *e*, 102 *e*. — Annuel estival, 259.

J. capitatus : 10 *g*.

J. compressus : 10 *g*. — Synonymie, 489.

J. effusus : 10 *g*, 60 *a*, 88 *e*. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 474.

J. Gerardi : 10 *g*, 60 *a*. — Lutte pour l'existence, 359. — A la limite supérieure du schorre, 435, 436, 437. — Distribution géographique, 488, 489, 511.

J. glaucus : 10 *g*, 60 *a*, 102 *e*; phot. 140. — Hémicryptophyte, 263. — Réduction de la transpiration, 292. — Exigences alimentaires, 387. — Dans les polders, 463.

J. lamprocarpus : 10 *g*, 60 *a*, 88 *e*, 116 *e*. — Exigences alimentaires, 384, 387. — Dans les pannes humides, 411. — Dans les mares d'hiver, 413, 414.

J. Leersii (*J. conglomeratus*) : 10 *g*, 60 *a*, 88 *e*, 116 *e*. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 474.

J. maritimus : 10 *g*, 60 *a*, 88 *e*; phot. 108. — Hémicryptophyte, 264. — A la limite supérieure du schorre, 436, 437. — Dans les pannes, 505. — Distribution géographique, 508, 510.

J. obtusiflorus : 10 *g*.

J. tenuis : 10 *g*.

Juniperus virginiana : Culture dans les dunes, 379.

K

Knautia arvensis : 32 *g*, 80 *a*, 110 *e*.

Koeleria cristata : 6 *g*, 50 *a*, 86 *e*. — Assimilation en toute saison, 257. — Hémicryptophyte 263. — Persistance des poils radicaux, 273. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 277, 278. — Calcicole, 390. — Sur les dunes fixées, 403. — Sur les dunes continentales, 501.

K. c. arenaria : Distribution géographique, 489.

L

Lactuca saligna : 34 *g*.

L. Scariola : 34 *g*.

Lamium album : 28 *g*, 76 *a*, 110 *e*. — Assimilation en toute saison, 258. — Dans les bosquets des dunes, 419.

L. amplexicaule : 28 *g*.

L. Galeobdolon : 28 *g*. — Manque sur le littoral, 419.

L. hybridum : 28 *g*.

L. purpureum : 28 *g*, 76 *a*.

Lampsana communis : 34 *g*, 82 *a*, 112 *e*.

Larix americana : Culture dans les dunes, 378.

L. leptolepis : id., 378.

Lathyrus Aphaca : 20 *g*.

L. maritimus : Sur les dunes continentales, 501.

L. montanus : 20 *g*.

L. Nissolia : 20 *g*.

L. pratensis : 20 *g*, 70 *a*, 106 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

L. tuberosus : 20 *g*.

Laurus nobilis : Résiste aux hivers du littoral, 215, 218.

Lavatera arborea : Résiste aux hivers du littoral, 215, 218.

Lecania erysibe : 46 *a*.

L. syringea : 46 *a*.

Lecanora angulosa : 48 *a*.

L. atra : 48 *a*.

L. chlorona : 48 *a*.

L. expallens : 48 *a*.

L. galactina : 46 *a*.

L. Hageni : 48 *a*.

L. pallida : 48 *a*.

L. p. var. *angulosa* : 48 *a*.

L. subfusca var. *campestris* : 48 *a*.

L. s. f. horiza : 46 *a*.

L. varia : 48 *a*.

Lecidella parasema : 48 *a*. — Sur les dunes mobiles, 396.

Lecidella parasema var. *similis* : 48 *a*.

Lemna : Exigences alimentaires, 320, 326, 464, 486. — Dans les polders, 462.

Lemnacées : Rigidité, 283.

Lemna gibba : 10 *g*, 60 *a*, 116 *e*. — Exigences alimentaires, 387.

L. minor : 10 *g*, 60 *a*, 116 *e*. — Sur les falaises, 229. — Exigences alimentaires, 387. — Dans lès mares des dunes, 415.

L. trisulca : 10 *g*, 60 *a*, 116 *e*. — Assimilation en toute saison, 261, 262. — Exigences alimentaires, 387, 390.

Leontodon autumnalis : 34 *g*, 38 *a*, 82 *a*, 98 *e*, 112 *e*; phot. 78. — Assimilation en toute saison, 257. — Protection des jeunes feuilles, 267. — Sur les dunes fixées, 403. — Sur les dunes continentales, 504.

L. hirtus : 34 *g*, 82 *a*, 98 *e*. – Échauffement des feuilles étalées sur le sable, 219. — Devient violet en hiver, 262. — Sur les dunes fixées, 403.

Lepidium campestre : 18 *g*, 66 *a*, 104 *e*.

L. Draba : 16 *g*.

L. graminifolium : 18 *g*.

L. latifolium : 18 *g*.

L. ruderale : 16 *g*.

Lepiota seminuda : 42 *a*.

Leptobryum pyriforme : 50 *a*.

Leptogium scotinum var. *sinuatum* : 48 *a*.

L. s. var. *lacerum* : 48 *a*.

Lepturus filiformis : 8 *g*, 58 *a*, 100 *e*. — A la limite supérieure du schorre, 435. — Distribution géographique, 510.

Leucodon sciurioides : 52 *a*.

Leucoium aestivum : 10 *g*.

Ligustrum vulgare : 26 *g*, 74 *a*, 94 *e*, phot. 41. — Action du vent, 233. — Dissémination par les Oiseaux, 348. — Pollination par les Diptères, 350. — Plante compagne de *Hippophaës*, 360. — Sur les dunes continentales, 503.

Limnanthemum nymphaeoides : 26 *g*, 74 *a*, 120 *e*; phot. 137. — Assimilation en été, 261. — Dans l'eau calme, 327, 465.

Limosella aquatica : 30 *g*.

Linaria Elatine : 30 *g*.

L. minor : 30 *g*.

L. spuria : 30 *g*.

L. vulgaris : 30 *g*, 78 *a*, 96 *e*.

Linum catharticum : 22 *g*, 70 *a*, 92 *e*. — Mycorhizes, 330. — Exigences alimentaires, 388. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

L. usitatissimum : Culture dans les polders, 467.

Liparis Loeselii : 12 *g*, 60 *a*, 88 *e*. — Dans les pannes humides, 411.

Liquidambar styraciflua : Culture dans les dunes, 381.

Listera ovata : 12 *g*, 60 *a*, 88 *e*. — Croissance au printemps, 256. — Dans les pannes humides, 411.

Lithospermum arvense : 28 *g*.

L. officinale : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*. — Dans les pannes, 359. — Calcicole, 391. — Dans les bosquets des dunes, 419.

Littorella uniflora : 30 *g*, 78 *a*, 120 *e*; carte 13. — Assimilation en toute saison, 262. — Exigences alimentaires, 389. — Dans les dunes, 480.

Lobelia Dortmanna : carte 13.

Lolium perenne : 8 *g*, 58 *a*, 86 *e*, 102 *e*. — Sur les falaises, 229. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

Lonicera Periclymenum : 32 *g*.

Lophocolea bidentata : 50 *a*.

L. heterophylla : 50 *a*.

Lophozia ventricosa conferta : 50 *a*.

Lotus corniculatus : 20 *g*, 70 *a*, 92 *e*. — Finesse des racines, 273. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 278. — Structure charnue des feuilles dans les dunes, 290. — Réduction de la transpiration, 298. — Localisation dans les pannes, 343. — Dans les pannes sèches, 408.

L. uliginosus : 20 *g*, 70 *a*, 118 *e*.

Luzula campestris : 10 *g*, 60 *a*, 88 *e*. — Assimilation en toute saison, 258. — Sur le sable à *Cardium*, 473. — Sur les dunes continentales, 502.

L. pilosa : 10 *g*.

Lychnis Flos-Cuculi : 14 *g*, 64 *a*, 116 *e*.

Lycoperdon gemmatum : 42 *a*.

L. perlatum : 42 *a*.

Lycopsis arvensis : 28 *g*, 38 *a*, 40 *a*, 76 *a*. — Manque dans le sable à *Cardium*, 471.

Lycopus europaeus : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*, 120 *e*.

Lysimachia Nummularia : 26 *g*, 74 *a*, 94 *e*, 108 *e*. — Assimilation en toute saison, 256. — Exigences alimentaires, 389. — Manque dans le sable à *Cardium*, 472.

Lysimachia vulgaris : 26 *g*, 74 *a*, 94 *e*, 108 *e*. — Assimilation en été, 260. — Hémicryptophyte, 264. — Mosaïque foliaire, 302. — Parasité par un Phytoptide, 351. — Exigences alimentaires, 389. — Dans les pannes humides, 409, 410, 411. — Manque dans le sable à *Cardium*, 472.

Lythrum Salicaria : 24 *g*, 72 *a*, 94 *e*, 108 *e*. — Assimilation en été, 260. — Exigences alimentaires, 388. — Dans les pannes humides, 409, 410, 411. — Sur les dunes continentales, 503.

M

Maianthemum bifolium : 10 *g*.

Malva moschata : 22 *g*. — Manque sur le littoral, 218.

M. rotundifolia : 22 *g*, 38 *a*, 70 *a*, 106 *e*.

M. sylvestris : 22 *g*, 70 *a*, 106 *e*.

Marasmius oreades : 42 *a*.

Marrubium vulgare : 28 *g*.

Matricaria Chamomilla : 34 *g*, 80 *a*, 110 *e*.

M. inodora : 34 *g*, 80 *a*, 110 *e*. — La variété *maritima* sur les digues, 436, 467.

Medicago apiculata : 20 *g*.

M. arabica : 20 *g*, 68 *a*, 106 *e*.

M. falcata : 20 *g*.

M. Lupulina : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*, 106 *e*.

M. minima : 20 *g*.

Melampsora aecidioides : 40 *a*.

M. Helioscopiae : 40 *a*.

M. populina : 40 *a*.

M. repentis : 40 *a*.

M. salicina : 40 *a*.

Melampyrum arvense : 30 *g*.

M. pratense : 30 *g*.

Melandryum album : 14 *g*, 38 *a*, 64 *a*, 90 *e*, 104 *e*. — Pollination par les Lépidoptères, 350.

M. diurnum : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*, 104 *e*.

M. noctiflorum : 14 *g*.

Melilotus : Hémicryptophytes et chaméphytes, 264.

M. albus : 20 *g*, 40 *a*, 68 *a*, 106 *e*. — Sur les dunes fixées, 402.

Melilotus altissimus : 20 *g*, 68 *a*, 106 *e*.

M. dentatus : Près de sources salées, 512.

M. indicus : 20 *g*.

M. officinalis : 20 *g*.

Mentha aquatica : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*, 120 *e*; phot. 50, 52, 140. — Sur les falaises, 229. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Pollination par les Lépidoptères, 349. — Parasité par un Phytoptide, 351. — Exigences alimentaires, 384, 389. — Dans les pannes humides, 409, 410, 411. — Sur les prairies flottantes, 463.

M. arvensis : 28 *g*, 76 *a*. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

M. rotundifolia : 110 *e*.

Menyanthes trifoliata : 26 *g*, 74 *a*, 120 *e*.

Mercurialis annua : 22 *g*, 70 *a*. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

Mespilus monogyna (Épine) : Dans la tourbe, 500.

Microcoleus chthonoplastes : phot. 103. — Dans les fosses du schorre, 425, 434.

Mnium rostratum : 52 *a*.

M. undulatum : 52 *a*.

Moehringia trinervia : 14 *g*.

Montia minor : 14 *g*.

Molinia coerulea : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*. — Dans les pannes humides, 411.

Monotropa Hypopitys : 26 *g*, 74 *a*, 94 *e*. — Dans les bosquets des dunes, 419, 480.

Muscari botryoides : 10 *g*.

Mycena sanguinolenta : 42 *a*.

Myosotis arenaria : 28 *g*.

M. hispida : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*. — Végétation hivernale, 256. — Feuilles étalées en rosette, 269. — Lutte pour l'existence, 352. — Sur les dunes fixées, 402. — Sur les dunes continentales, 503.

M. intermedia : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*.

M. lingulata : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*, 120 *e*. — Exigences alimentaires, 389. — Dans les pannes humides, 409, 410.

M. oraria : Redevient *M. lingulata*, 495.

M. palustris : 28 *g*, 76 *a*, 120 *e*. — Assimilation en toute saison, 260. — Sur les alluvions fluviales, 449, 450.

M. versicolor : 28 *g*, 76 *a*.

Myosurus minimus : 16 *g*.

Myrica Gale : Dans la tourbe, 182, 500.

Myriophyllum : Découpure des feuilles, 302.

M. alterniflorum : 24 *g*.

M. verticillatum : 24 *g*, 72 *a*, 118 *e*. — Exigences alimentaires, 388.

M. spicatum : 24 *g*, 72 *a*, 118 *e*. — Assimilation en été, 262.

N

Nardus stricta : 8 *g*, 58 *a*, 86 *e*; carte 12. — Hémicryptophyte, 264. — Calcifuge, 391. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 473. — Sur les dunes continentales, 501, 502.

Nasturtium officinale : 18 *g*, 66 *a*, 92 *e*, 118 *e*. — Rigidité, 283. — Exigences alimentaires, 388. — Dans le sable à *Cardium*, 474.

N. sylvestre : 18 *g*, 66 *a*, 104 *e*. — Sur les alluvions fluviales, 449.

Naumburgia thyrsiflora : 26 *g*, 74 *a*, 120 *e*. — Assimilation en été, 261. — Dans les polders, 463, 465.

Navet, voir *Brassica Rapa*.

Nicandra physaloides : 28 *g*.

Noisetier, voir *Corylus*.

Nostoc commune : Sur le sable, 288. — Dans les pannes humides, 409.

Noyer, voir *Juglans regia*.

Nuphar luteum : 16 *g*, 64 *a*, 116 *e*. — Assimilation en toute saison, 262. — Mosaïque foliaire, 302. — Dans les polders, 463.

Nymphaea alba : 16 *g*, 64 *a*, 116 *e*; phot. 146, 149. — Assimilation en été, 261. — Hémicryptophyte, 264. — Absence de stomates aquifères, 301. — Mosaïque foliaire 302.

O

Œdogonium : Sur la slikke, 429.

Œnanthe aquatica (Œ. Phellandrium) : 26 *g*, 74 *a*, 118 *e*. — Exigences alimentaires, 389. — Dans les polders, 463.

Œ. fistulosa : 26 *g*, 74 *a*, 118 *e*. — Exigences alimentaires, 389.

Œ. Lachenalii : 26 *g*, 74 *a*, 118 *e*.

Œ. peucedanifolia : 26 *g*.

Œ. pimpinelloides : 26 *g*.

Œnothera laevis : Son origine, 483.

O. Lamarckiana : Sur les dunes fixées, 402. — Ses mutations, 493.

O. lata : Son origine, 493.

O. oblonga : id., 493.

O. rubrinervis : id., 493.

Ononis repens : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*. — Finesse des racines, 273. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 276. — Réduction de la transpiration, 298. — Localisation dans les pannes, 343. — Sur les dunes fixées, 404. — Dans les pannes sèches, 408. — Dans les pannes humides, 411, 412. — Manque au sable à *Cardium*, 471. — Distribution géographique de la variété *maritima*, 489. — Sur les dunes continentales, 503.

O. spinosa : 20 *g*, 68 *a*, 106 *e*. — Assimilation en été, 260.

Onopordon Acanthium : 34 *g*.

Opegrapha atra : 48 *a*.

O. varia : 48 *a*.

Ophioglossum vulgatum : 4 *g*, 54 *a*, 86 *e*. — Localisation dans les pannes humides, 343, 412.

Oplismenus Crus-Galli, voir *Panicum*.

Orchidacées : Assimilation en été, 260. — Rigidité, 279. — Mycorhizes, 330, 331. — Dans les pannes humides, 409, 410, 411.

Orchis : Tubercule, 290. — Dans les pannes humides, 411.

O. latifolia : 12 *g*, 40 *a*, 60 *a*, 88 *e*, 102 *e*. — Sur les falaises, 229.

O. maculata : 12 *g*, 60 *a*, 88 *e*.

O. Morio : 12 *g*, 40 *a*, 60 *a*, 88 *e*. — Dans les dunes, 480.

O. palustris : 12 *g*.

Origanum vulgare : 28 *g*.

Orme, voir *Ulmus campestris*.

Ornithogalum umbellatum : 10 *g*, 60 *a*, 102 *e*. — Croissance au printemps, 256. — Allongement des jeunes feuilles, 266. — Bulbe, 290.

Ornithopus perpusillus : 20 *g*, 70 *a*, 92 *e*. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 480 — Sur les dunes continentales, 503.

Orobanche caryophyllacea, 30 *g*, 78 *a*, 96 *e*; phot. 78; carte 12. — Annuel estival, 259. — Calcicole, 391. — Sur les dunes fixées, 402.

O. minor : 30 *g*. — Parasite du trèfle, 361.

O. purpurea : 30 *g*. — Calcicole, 391. — Sur les dunes fixées, 402.

O. Rapum-Genistae : 30 *g*.

Orthotrichum affine : 50 *a*.

O. diaphanum : 50 *a*.

Ostrya carpinifolia : Culture dans les dunes, 380.

Oxalis Acetosella : 22 *g*.

O. corniculata : 22 *g*.

O. stricta : 22 *g*.

P

Panicum Crus-Galli : 6 *g*, 56 *a*. — Tiges étalées sur le sol, 271. — Sur le sable à *Cardium*, 470.

P. lineare : 6 *g*.

Papaver Argemone : 16 *g*, 66 *a*.

P. dubium : 16 *g*.

P. Rhoeas : 16 *g*, 66 *a*.

Parietaria ramiflora : 12 *g*.

Paris quadrifolia : 10 *g*.

Parmelia acetabulum : 46 *a*.

P. Borreri : 46 *a*.

P. caperata : 44 *a*.

P. fuliginosa : 46 *a*.

P. perlata : 46 *a*.

P. physodes : Sur les dunes mobiles, 396.

P. p. var. *platyphylla* : 44 *a*.

P. p. var. *labrosa* : 44 *a*.

P. p. var. *arenicola* : 44 *a*.

P. saxatilis : 44 *a*.

Parnassia palustris : 18 *g*, 40 *a*, 68 *a*, 92 *e*; phot. 50. — Assimilation en été, 259. Hémicryptophyte, 264. — Rigidité, 279. — Mycorhizes, 331. — Localisation dans les pannes, 343, 364. — Pollination par les Diptères, 350. — Exigences alimentaires, 388. — Dans les pannes humides, 409, 410, 411. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

Pastinaca sativa : 26 *g*, 74 *a*, 108 *c*. — Bisannuel, 257. — Hémicryptophyte, 264. — Racine charnue, 291. — Dans les bosquets des dunes, 419. — Sur les digues près de la mer, 467.

Paxillus involutus : 42 *a*.

Pedicularis palustris : 30 *g*, 78 *a*, 120 *e*. — Dans les polders, 465.

P. sylvatica : 30 *g*.

Pellia epiphylla : 50 *a*. — Dans les pannes humides, 409, 412.

Peltigera rufescens : 44 *a.*

P. canina : 44 *a.* — Formant un écran sur le sable, 272. — Réviviscence, 287. — Dans les pannes sèches, 408.

Peplis Portula : 24 *g.*

Petasites officinalis : 34 *g*, 82 *a*, 110 *e*, 120 *e*; phot. 119. — Cryptophyte, 265. — Sur les alluvions fluviales, 446, 449, 450.

Petalophyllum Ralfsii : Manque en Belgique, 431.

Petroselinum segetum : 24 *g*, 72 *a*, 108 *e.* — Sur les digues près du schorre, 436.

Peucedanum palustre : 26 *g.*

Peuplier, voir *Populus.*

Phalaris arundinacea : 6 *g*, 56 *a*, 114 *e.* — Fourrage, 348. — Sur les alluvions fluviales, 445, 449. — Sa vigueur sur les alluvions fluviales, 446.

Phascum cuspidatum : 50 *a.*

P. c. macrophyllum : 50 *a.*

P. c. piliferum : 50 *a.*

Phleum arenarium : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*; phot. 76; carte 10. — Espèce méridionale, 215, 218, 509. — Végétation hivernale, 256, 507. — Structure de la feuille, 296. — Lutte pour l'existence, 352. — Sur les dunes fixées, 402. — Distribution géographique, 488, 508. — Origine géographique, 505, 515.

P. pratense : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*, 102 *e.* — Dans les pannes humides, 411. — Sur les alluvions fluviales, 450.

Phragmidium subcorticium : 38 *a.*

Phragmites communis : 6 *g*, 38 *a*, 56 *a*, 114 *e*; phot. 53, 112, 115, 116, 117, 136, 144, 147, 148, 149. — Assimilation en été, 260. — Cryptophyte, 265. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Exigences alimentaires, 320, 384, 386, 390. — Parasité par un Puceron, 350. — Sur les alluvions fluviales, 357, 444, 445, 449, 450. — Sa vigueur sur les alluvions fluviales, 446. — Dans les eaux saumâtres, 461. — Dans les eaux des polders, 450. — Sur les prairies flottantes, 462, 463.

Physcia aipolia : 46 *a.*

P. caesia : 46 *a.*

P. obscura : 46 *a.*

P. pityrea : 46 *a.*

P. pulverulenta : 46 *a.*

P. p. var. *allochroa* : 46 *a.*

P. stellaris : 46 *a.* — Sur les dunes mobiles, 396.

P. s. var. *adscendens* : 46 *a.*

P. s. var. *adpressa* : 46 *a*.
Phyteuma spicatum : 32 *g*.
Phytophthora infestans : 38 *a*.
Picea alba : Culture dans les dunes, 376, 378.
P. excelsa : id., 378.
P. nigra : id., 378.
P. Omorica : id., 378.
P. pungens : id., 376, 379.
P. sitchensis : id., 378.
Picris echioides : 34 *g*, 82 *a*, 112 *e*.
P. hieracioides : 34 *g*, 82 *a*, 112 *e*.
Pimpinella magna : 24 *g*.
P. Saxifraga : 24 *g*, 72 *a*, 94 *e*, 108 *e*.
Pinus : Mycorhizes, 330.
P. banksiana : Culture dans les dunes, 378.
P. Cembra : id., 378, 418.
P. excelsa : id., 378.
P. Laricio austriacea : phot. 91; id., 377, 418.
P. L. corsicana : id., 377.
P. massoniana : id., 378.
P. montana : id., 376, 377, 418.
P. Pinaster : phot. 91, 92. — Action du sol sur les feuilles, 230. — Action du vent, 235, 236. — Culture dans les dunes, 374, 418. — Sur les dunes internes, 476.
P. ponderosa : Culture dans les dunes, 378.
P. rigida : id., 378.
P. sylvestris : phot. 69, 87, 88, 89, 90, 91, 172, 173, 174. — Dans la tourbe, 182, 500. — Action du vent, 235, 236. — Culture dans les dunes, 374, 377, 418. — Sur les dunes internes, 476.
P. Strobus : Culture dans les dunes, 378.
P. Thunbergi : id., 378.
Pirus (Sorbus) Aria : id., 381.
P. (S.) Aucuparia : id., 381.
P. communis : Date de floraison, 253.
P. Malus : id., 253.

Plantago arenaria : 30 *g*.

P. Coronopus : 30 *g*, 78 *a*, 96 *e*, 110 *e*. — Assimilation en toute saison, 258. — Feuilles étalées en rosette, 269. — Réduction de la transpiration, 294. — Mosaïque foliaire, 302. — Lutte pour l'existence, 359. — A la limite supérieure du schorre, 437. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

P. lanceolata : 30 *g*, 78 *a*, 96 *e*, 110 *e*. — Assimilation en toute saison, 258.

P. major : 30 *g*, 40 *a*, 78 *a*, 96 *e*, 110 *e*. — Hémicryptophyte, 263, 264. — Sortie des pousses aériennes, 265. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

P. maritima : 30 *g*, 40 *a*, 78 *a*, 100 *e*. — Rigidité, structure de la feuille, 279, 282. — Réduction de la transpiration, 299. — Lutte pour l'existence, 350. — Sur le schorre, 425, 430, 431. — Parasité par *Erysiphe*, 431. — A la limite supérieure du schorre, 435. — Distribution géographique, 511. — Origine géographique, 513.

P. media : 30 *g*.

Platanthera bifolia : 12 *g*.

Platanus occidentalis : Culture dans les dunes, 381.

P. orientalis : id., 381.

Pleuridium alternifolium : 50 *a*.

Pleurococus : Épiphyte, 289. — Manque sur les dunes, 405.

Poa annua : 6 *g*, 56 *a*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

P. compressa : 6 *g*.

P. nemoralis : 6 *g*.

P. pratensis : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*, 102 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

P. trivialis : 6 *g*, 56 *a*, 102 *e*.

Polygala serpyllacea : 22 *g*, 70 *a*, 94 *e*. — Dans les pannes humides, 411. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

P. vulgaris : 22 *g*, 70 *a*, 94 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 472. — Sur les dunes continentales, 503.

Polygonatum multiflorum : 1 *g*. — Manque sur le littoral, 419.

Polygonum amphibium : 12 *g*, 38 *a*, 62 *a*, 90 *e*, 104 *e*, 116 *e*; phot. 54. — Mosaïque foliaire, 302. — Exigences alimentaires, 320, 387. — Dans l'eau calme, 327. — Parasité par une Cécidomyie, 351. — Dans les polders, 463.

P. a. maritimum : redevient *P. amphibium*, 495.

P. aviculare : 12 *g*, 62 *a*, 104 *e*. — Tiges étalées sur le sol, 271.

P. Bistorta : 14 *g*.

P. Convolvulus : 14 *g*, 62 *a*.

Polygonum Hydropiper : 12 *g*, 62 *a*, 116 *e*.

P. lapathifolium : 12 *g*, 62 *a*.

P. mite : 12 *g*.

P. Persicaria : 12 *g*, 62 *a*. — Annuel estival, 259.

Polypodium vulgare : 4 *g*, 54 *a*, 86 *e*; phot. 153. — Hémicryptophyte, 264. — Rhizome, 291. — Épiphyte, 459. — Sur les dunes continentales, 502.

Polystichum Thelypteris : Dans la tourbe, 500.

Polystigma rubrum : 40 *a*.

Polytrichum formosum : 52 *a*.

P. gracile : Dans la tourbe, 500.

P. piliferum : 52 *a*. — Réviviscence, 287. — Dans le sable à *Cardium*, 473.

Pomme de terre, voir *Solanum tuberosum*.

Populus : Mycorhizes, 330.

P. alba : 40 *a*; phot. 42, 90. — Action du vent, 232, 233, 234, 235, 236, 237. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 275. — Culture dans les dunes, 374, 417, 418.

P. italica : 40 *a*. — Action du vent, 233. — Parasité par *Pemphigus*, 351.

P. monilifera : 40 *a*; phot. 40, 61, 62, 70, 83, 84, 85, 86, 156, 172, 178, 179, 180. — Action du vent, 232, 233, 234. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 275, 276. — Mangé par les Lapins, 346. — Parasité par *Taphrina aurea*, 361, 374. — Culture dans les dunes, 374, 417, 418. — Culture dans les polders, 468. — Culture sur les dunes internes, 475.

P. Tremula : Culture dans les dunes, 418.

Potentilla Anserina : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*, 106 *e*. — Réduction de la transpiration, 293.

P. argentea : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*.

P. procumbens : 20 *g*.

P. reptans : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*, 106 *e*. — Hémicryptophyte, 265. — Sur les dunes continentales, 503.

P. sterilis : 20 *g*.

P. sylvestris : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*.

Potamogeton : Assimilation en toute saison, 257. — Dans les polders, 463. — Exigences alimentaires, 486.

P. acutifolius : 4 *g*, 54 *a*, 114 *e*.

P. crispus : 4 *g*, 54 *a*, 114 *e*. — Minceur des feuilles, 302.

P. densus : 4 *g*, 54 *a*, 114 *e*. — Exigences alimentaires, 320, 386, 390.

P. lucens : 4 *g*, 54 *a*, 114 *e*.

Potamogeton mucronatus : 4 *g*, 54 *a*, 114 *e*.

P. natans : 4 *g*, 54 *a*, 112 *e*. — Assimilation en toute saison, 262. — Mosaïque foliaire, 302. — Exigences alimentaires, 385.

P. pectinatus : 4 *g*, 54 *a*, 114 *e*. — Exigences alimentaires, 385.

P. perfoliatus : 4 *g*, 54 *a*, 112 *e*.

P. plantagineus : 4 *g*.

P. pusillus : 4 *g*, 54 *a*, 111 *e*. — Exigences alimentaires, 385.

Primula : Stomates aquifères, 301.

P. elatior : 26 *g*, 74 *a*.

P. officinalis : 26 *g*, 74 *a*, 94 *e*, 108 *e*. — Hémicryptophyte, 264. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

Prunus Lauro-Cerasus : Résiste aux hivers du littoral, 215.

P. Padus : Date de floraison, 253.

P. serotina : Culture dans les dunes, 381.

P. spinosa : 20 *g*, 40 *a*, 68 *a*, 92 *e*, 106 *e*. — Assimilation en été, 259. — Dans les bosquets des dunes, 418.

Psatyra obtusata : 42 *a*.

Ptelea trifoliata : Culture dans les dunes, 382.

Pteridium aquilinum : 4 *g*. — Calcifuge, 391.

Puccinia arundinacea : 38 *a*.

P. Caricis : 38 *a*.

P. Compositarum : 38 *a*.

P. magnusiana : 38 *a*.

P. Malvacearum : 38 *a*.

P. Polygoni amphibii : 38 *a*.

P. Rubigo vera : 38 *a*.

P. suaveolens : 38 *a*.

P. Violae : 38 *a*.

Pulicaria dysenterica : 32 *g*, 80 *a*, 98 *e*, 110 *e*. — Sur les falaises, 229. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

Pylaisia polyantha : 52 *a*.

Pyrola rotundifolia : 26 *g*, 74 *a*, 94 *e*. — Assimilation en toute saison, 258. — Devient brun en hiver, 262. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 278. — Mycorhizes, 330. — Localisation dans les pannes, 343, 357, 364. — Dans les pannes humides, 411. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

Q

Quercus Banisteri : Culture dans les dunes, 381.

Q. coccinea : id., 380.

Q. lyrata : id., 380.

Q. macrocarpa : id., 380.

Q. palustris : id., 381.

Q. pedunculata : phot. 184. — Dans la tourbe, 182, 183, 500. — Action du vent, 234. — Sur le sable à *Cardium*, 475.

Q. Phellos : Culture dans les dunes, 380

Q. rubra : id., 381.

R

Radula complanata : 50 *a*. — Epiphyte, 289.

Ramalina calicaris : 44 *a*.

R. evernioides : 44 *a*. — Espèce méridionale, 218, 509.

R. farinacea var. *arenicola* : 44 *a*; phot. 82. — Sur le sable, 288.

R. f. var. *fastigiata* : 44 *a*.

R. fastigiata : 44 *a*. — Sur le sable, 288.

R. fraxinea : 44 *a*. — Sur le sable, 288.

Ranunculus acris : 16 *g*, 66 *a*, 90 *e*, 104 *e*. — Défense contre les herbivores, 347. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

R. aquatilis : 16 *g*, 66 *a*, 116 *e*; phot. 150. — Assimilation en toute saison, 262. — Exigences alimentaires, 388, 390. — Dans les mares des dunes, 415. — Dans le sable à *Cardium*, 474.

R. arvensis : 16 *g*.

R. auricomus : 16 *g*, 66 *a*, 104 *e*. — Sur les digues contre les alluvions fluviales, 450.

R. Baudotii : 16 *g*, 66 *a*, 116 *e*. — Distribution géographique, 488, 489.

R. bulbosus : 16 *g*, 66 *a*, 90 *e*; phot. 72, 76, 170. — Végétation hivernale, 256, 284. — Hémicryptophyte, 264. — Feuilles étalées en rosette, 269, 270. — Tubercule, 290, 291. — Mosaïque foliaire, 302. — Sur les dunes fixées, 402. — Sur le sable à *Cardium*, 473. — Sur les dunes continentales, 503.

R. caespititius : Redevient *R. Flammula*, 495.

R. Ficaria : 16 *g*, 66 *a*, 104 *e*, 118 *e*. — Croissance au printemps, 256. — Sur les digues contre les alluvions fluviales, 359, 450. — Ne fructifie pas, 364. — Manque sur le littoral, 419.

Ranunculus Flammula : 16 *g*, 66 *a*, 90 *e*, 116 *e*; phot. 52. — Stomates aquifères, 301. — Exigences alimentaires, 388. — Dans les pannes humides, 410, 412.

R. fluitans : 16 *g*.

R. foeniculaceus (R. divaricatus) : 16 *g*, 64 *a*, 116 *e*. — Assimilation en toute saison, 262.

R. hederaceus : 16 *g*.

R. Lingua : 16 *g*, 66 *a*, 118 *e*. — Stomates aquifères, 301. — Sur les prairies flottantes, 463.

R. ololeucos : 16 *g*.

R. repens : 16 *g*, 66 *a*, 90 *e*, 104 *e*. — Sur les falaises, 229. — Hémicryptophyte, 283. — Sur les alluvions fluviales, 449.

R. sardous : 16 *g*, 66 *a*, 90 *e*.

R. sceleratus : 16 *g*, 66 *a*, 118 *e*. — Exigences alimentaires, 388.

R. trichophyllus : 16 *g*, 66 *a*, 118 *e*.

Raphanus Raphanistrum : 18 *g*, 66 *a*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

Reseda lutea : 18 *g*, 68 *a*.

R. Luteola : 18 *g*.

Rhabdochromatium : Dans les fosses du schorre, 434.

Rhacomitrium canescens : 50 *a*; phot. 177; carte 12. — Formant un écran sur le sable, 272 — Réviviscence, 287. — Calcifuge, 391. — Dans le sable à *Cardium*, 473. — Dans les dunes du Danemark et de la Néerlande, 490.

R. c. ericoides : 50 *a*.

Rhamnus cathartica : 22 *g*, 70 *a*, 118 *e*. — Dans les polders, 480.

R. Frangula : 22 *g*, 70 *a*, 118 *e*. — Dans les polders, 480.

Rhinanthus major : 30 *g*, 40 *a*, 78 *a*, 96 *e*.

R. minor : 30 *g*, 78 *a*, 110 *e*.

Rhizobium Leguminosarum : En mutualiste, 360.

Rhodobryum roseum : 52 *a*.

Rhododendron ponticum : Culture dans les dunes, 383.

Rhus Coriaria : id., 382.

R. radicans : id., 382.

R. Toxicodendron : id., 382.

R. vernicifera : id., 382.

Rhynchostegium confertum : 52 *a*.

R. megapolitanum : 52 *a*.

Ribes nigrum : Culture dans les dunes, 381.

Riccia crystallina : 50 *a*.

R. canaliculata : 50 *a*.

Rinodina exigua : 46 *a*.

Robinia pseudo-Acacia : Culture dans les dunes, 381, 382.

Roripa amphibia : 18 *g*, 66 *a*, 118 *e*. — Sa vigueur sur les alluvions fluviales, 446. — Sur les alluvions fluviales, 449. — Exigences alimentaires, 465.

R. palustris : 18 *g*, 66 *a*, 118 *e*.

Rosa arvensis : 20 *g*.

R. canina : 20 *g*, 68 *a*, 106 *e*.

R. pimpinellifolia : 20 *g*, 38 *a*, 68 *a*, 92 *e*; phot. 73; carte 12. — Assimilation en été, 260. — Chaméphyte et cryptophyte, 265. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Réduction de la transpiration, 294. — Calcicole, 390. — Sur les dunes fixées, 404. — Dans les bosquets des dunes, 418. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

R. rubiginosa : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*. — Calcicole, 391.

R. tomentosa : 20 *g*.

Roseau, voir *Phragmites communis*.

Rubus caesius : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*. — Réduction de la transpiration, 293. — Calcicole, 390. — Sur les pentes les plus chaudes, 405.

R. fruticosus : 18 *g*, 68 *a*, 92 *e*, 106 *e*. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 474.

R. Idaeus : 18 *g*. — Manque sur le littoral, 359.

Rumex Acetosa : 12 *g*, 62 *a*, 90 *e*, 104 *e*. — Sur le sable à *Cardium*, 470.

R. Acetosella : 12 *g*, 62 *a*, 90 *e*. — Calcifuge, 392. — Sur les dunes continentales, 502.

R. conglomeratus : 12 *g*, 62 *a*, 104 *e*. — Sur les alluvions fluviales, 449.

R. crispus : 12 *g*, 62 *a*, 104 *e*.

R. Hydrolapathum : 12 *g*, 62 *a*, 116 *e*; phot. 143. — Assimilation en été, 259. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Exigences alimentaires, 384, 387. — Sur les prairies flottantes, 463.

R. limosus : 12 *g*.

R. maritimus : 12 *g*.

R. obtusifolius : 12 *g*.

R. sanguineus : 12 *g*.

Ruppia maritima : 4 *g*, 54 *a*, 98 *e*, 114 *e*. — Assimilation en toute saison, 257, 262. — Dans l'eau saumâtre, 327. — Dans les fosses du schorre, 434. — Dans les eaux saumâtres, 461.

S

Sagina apetala : 14 *g*.

S. *maritima* : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*. — A la limite supérieure du schorre, 437.

S. *nodosa* : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*; phot. 50. — Localisation dans les pannes, 343. — Exigences alimentaires, 387. — A la limite supérieure du schorre, 437.

S. *procumbens* : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*. — Dans le sable à *Cardium*, 474.

Sagittaria sagittifolia : 6 *g*, 54 *a*, 114 *e*. — Assimilation en été, 261. — Sur les alluvions fluviales, 445.

Salicornia herbacea : 14 *g*, 64 *a*, 100 *e*; phot. 96, 106; carte 11. — N'habite pas les falaises, 229. — Annuel estival, 259. — Rigidité, structure charnue, 279, 282, 290. — Réduction de la transpiration, 292. — Lutte pour l'existence, 351, 356, 358. — Date de la germination, 426. — Sur la slikke, 429. — Sur le schorre, 430, 431, 432. — Dans les fosses du schorre, 434. — Variabilité, 432, 495. — Distribution géographique, 510. — Origine géographique, 512.

Salix alba : 40 *a*; phot. 124, 125, 141. — Résistance au vent, 233, 234. — Mangés par les Lapins, 346. — Avec épiphytes, 348, 459. — Dans les polders, 468.

S. *amygdalina* : Dans les polders, 468.

S. *Caprea* : Culture dans les dunes, 374.

S. *repens* : 12 *g*, 40 *a*, 62 *a*, 88 *e*; phot. 31, 32, 33, 34, 35, 39, 43, 44, 50; diagr. 7. — Résistance au vent, 234. — Assimilation en été, 260. — Action sur le dépôt du sable, 268. — Dans les pannes, 270, 406, 407, 412, 474. — Longueur des racines, 273, 289. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 274, 275, 276. — Réduction de la transpiration, 293. — Mycorhizes, 331. — Défense contre les herbivores, 345. — Lutte pour l'existence, 355. — Calcifuge, 392. — Sur les dunes mobiles, 396, 397, 398, 399, 403. — Dans les mares d'hiver, 413. — Dans la tourbe, 500. — Sur les dunes continentales, 502.

S. *viminalis* : phot. 183, 186. — Dans les polders, 468.

Salsola Kali : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*; phot. 7, 8. — N'habite pas les falaises, 229. — Annuel estival, 259. — Action sur le dépôt du sable, 268. — Rigidité, structure charnue, 279, 282, 290. — Réduction de la transpiration, 292. — Lutte pour l'existence, 356. — Sur la plage, 394, 421, 505. — Distribution géographique, 488, 508.

Sambucus Ebulus : 32 *g*.

S. *nigra* : 32 *g*, 80 *a*, 96 *e*; phot. 39, 174. — Action sur le dépôt du sable, 268. — Dissémination par les Oiseaux, 348. — Plante-compagne de *Hippophaës*, 360. — Introduit dans les dunes internes, 476.

Samolus Valerandi : 26 *g*, 74 *a*, 94 *e*, 108 *e*. — Localisation dans les pannes, 343, 412. — Exigences alimentaires, 389. — Près des sources salées, 512.

Sanguisorba minor : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*.

Sanicula europaea : 24 *g*.

Saponaria officinalis : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*; phot. 77. — Hémicryptophyte, 264. — Défense contre les herbivores, 345. — Sur les dunes fixées, 403.

Sarcogyne pruinosa : 48 *a*. — Sur les coquilles, 400.

Satureja Acinos : 28 *g*; carte 10. — Manque sur le littoral, 218.

S. Clinopodium 28 *g*; carte 10. — Manque sur le littoral, 218.

Saxifraga granulata : 18 *g*, 68 *a*, 106 *e*.

S. tridactylites : 18 *g*, 68 *a*, 92 *e*. — Végétation hivernale, 256. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

Scandix Pecten-Veneris : 24 *g*.

Schizogonium : Manque sur les dunes, 405.

Schoenus nigricans : 8 *g*, 58 *a*, 88 *e*. — Réduction de la transpiration, 292. — Exigences alimentaires, 386. — Dans les pannes humides, 409.

Scilla non scripta : Croissance au printemps, 256.

Scirpus carinatus : 8 *g*, 58 *a*.

S. compressus : 8 *g*.

S. Holoschoenus : 8 *g*, 58 *a*, 88 *e*. — Espèce méridionale, 215. — Sur les dunes continentales, 502.

S. lacustris : 8 *g*, 58 *a*, 114 *e*; phot. 142, 143, 145. — Dans la tourbe, 182, 500. — Assimilation en été, 261. — Rigidité, 283. — Réduction de la transpiration, 292. — Sur les alluvions fluviales, 357, 449. — Exigences alimentaires, 384, 386, 390. — Dans les eaux des polders, 462.

S. littoralis : Synonymie, 487.

S. maritimus : 8 *g*, 58 *a*, 100 *e*, 114 *e*; phot. 94, 139; carte 13. — Assimilation en été, 260. — Cryptophyte, 265. — Sur les alluvions fluviales, 357, 449. — Exigences alimentaires, 384, 386, 390, 481. — Sur la slikke, 429. — Distribution géographique, 510.

S. pauciflorus : 8 *g*.

S. Pollichii : Synonymie, 487.

S. setaceus : 8 *g*.

S. sylvaticus : 8 *g*.

S. Tabernaemontani : Près des sources salées, 512.

S. triqueter : 8 *g*, 58 *a*, 114 *e*; phot. 119. — Assimilation en été, 260. — Jeunes tiges écailleuses, 266. — Rigidité, 279. — Réduction de la transpiration, 292. — Lutte pour l'existence, 357. — Sur les alluvions fluviales, 437, 449. — Distribution géographique, 487. — Origine géographique, 513.

Scleranthus annuus : 16 *g*, 64 *a*. — Sur le sable à *Cardium*, 470.

S. perennis : 16 *g*, 64 *a*, 90 *e*; carte 12. — Calcifuge, 391. — Sur le sable à *Cardium*, 470. — Sur les dunes continentales, 503.

Scleropoa rigida : 8 *g*.

Scolopendrium vulgare : 4 *g*.

Scorzonera hispanica : 38 *a*.

Scrophularia aquatica : 30 *g*, 78 *a*, 110 *e*. — Sur les falaises, 229. — Protection des jeunes feuilles, 267. — Exigences alimentaires, 389.

S. nodosa : 30 *g*, 78 *a*.

Scutellaria galericulata : 28 *g*, 76 *a*, 120 *e*.

S. minor : 28 *g*.

Secale cereale : 38 *a*; phot. 165, 181. — Culture dans les dunes, 416, 417. — Culture dans le sable à *Cardium*, 474.

Sedum acre : 18 *g*, 40 *a*, 68 *a*, 92 *e*; phot. 78. — Assimilation en toute saison, 256. — Chaméphyte, 263. — Structure charnue, 290. — Défense contre les herbivores, 345. — Sur les dunes fixées, 404. — Sur les dunes continentales, 503.

S. reflexum : 18 *g*.

S. Telephium : 68 *a*, 106 *e*.

Seigle, voir *Secale cereale*.

Selinum Carvifolia : 26 *g*.

Sempervivum tectorum : 40 *a*.

Senecio aquaticus : 34 *g*.

S. crucaefolius : 34 *g*, 82 *a*, 112 *e*. — Dans les bosquets des dunes, 419.

S. Jacobaea : 34 *g*, 40 *a*, 82 *a*, 98 *e*, 110 *e*; phot. 80. — Feuilles étalées en rosette, 269. — Mosaïque foliaire, 302. — Lutte pour l'existence, 355. — Dans les pannes sèches, 408.

S. paludosus : 34 *g*, 82 *a*, 120 *e*.

S. palustris : 34 *g*.

S. sylvaticus : 34 *g*.

S. vulgaris : 34 *g*, 82 *a*.

Setaria verticillata : 6 *g*.

S. viridis : 6 *g*, 56 *a*. — Tiges étalées sur le sol, 271.

Sherardia arvensis : 30 *g*.

Silene Armeria : 14 *g*.

S. conica : 14 *g*, 64 *a*, 90 *e*; phot. 76. — Lutte pour l'existence, 352. — Origine géographique, 515.

Silene maritima : Sur les falaises, 229.

S. nutans : 14 *g*, 38 *a*, 64 *a*, 90 *e*; carte 14. — Mort des feuilles pendant l'hiver, 259. — Protection des jeunes feuilles, 267. — Pollination par les Lépidoptères, 350. — Calcicole, 390. — Manque au sable à *Cardium*, 471. — Sur les dunes continentales, 502.

S. venosa : 14 *g*.

Sinapis arvensis : 18 *g*, 66 *a*.

Sisymbrium officinale : 18 *g*, 66 *a*, 106 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

S. Sinapistrum : 18 *g*.

S. Sophia : 18 *g*, 66 *a*. — Feuilles étalées en rosette, 270. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

Sium erectum : 26 *g*, 72 *a*, 118 *e*; phot. 140. — Rigidité, 279. — Exigences alimentaires, 388. — Sur les alluvions fluviales, 449, 450.

S. latifolium : 26 *g*, 72 *a*, 118 *e*. — Sur les prairies flottantes, 463.

Solanum Dulcamara : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*, 110 *e*, 120 *e*; phot. 37, 143. — Cryptophyte, 265. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 278. — Défense contre les herbivores, 345. — Dissémination par les Oiseaux, 348. — Exigences alimentaires, 389. — Sur les dunes mobiles, 396, 397, 398, 410. — Sur les dunes fixées, 404. — Sur les prairies flottantes, 463.

S. nigrum : 28 *g*, 76 *a*, 110 *e*.

S. tuberosum : 38 *a*; phot. 59, 60, 165. — Attaqué par *Phytophthora*, 361. — Culture dans les dunes, 416, 417. — Culture dans le sable à *Cardium*, 474.

Solidago Virga-aurea : 32 *g*.

Sonchus arvensis : 34 *g*, 82 *a*, 112 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

S. asper : 34 *g*, 82 *a*. — Id., 472.

S. oleraceus : 34 *g*, 82 *a*. — Id., 472.

S. palustris : 34 *g*.

Sophora japonica : Culture dans les dunes, 281.

Sorbus, voir *Pirus*.

Sorosporium hyalinum : 38 *a*.

Sparganium : Absence de stomates aquifères, 301.

S. ramosum : 4 *g*, 54 *a*, 112 *e*. — Assimilation en été, 261. — Exigences alimentaires, 385. — Dans les polders, 463.

S. simplex : 4 *g*, 54 *a*, 112 *e*.

Spartina stricta : 6 *g*, 56 *a*, 98 *e*; carte 11. — Sur les schorres de l'Escaut, 430. — Distribution géographique, 510.

Specularia hybrida : 32 *g*.

S. Speculum : 32 *g*.

Spergula arvensis : 14 *g*, 64 *a*. — Sur le sable à *Cardium*, 470.

S. Morisonii : Sur les dunes continentales, 501.

Spergularia media : 16 *g*, 64 *a*, 100 *e*; phot. 106. — Entomophilie, 350. — Sur le schorre, 431, 435. — Distribution géographique, 510. — Origine géographique, 513.

S. rubra : 16 *g*.

S. salina : 16 *g*, 64 *a*, 100 *e*; phot. 106. — Entomophilie, 350. — Sur le schorre, 435. — Distribution géographique, 510. — Origine géographique, 513.

Sphaerotheca Castagnei : 40 *a*.

Sphagnum : Dans la tourbe, 182, 500. — Calcifuge, 317, 391, 481. — Dans les dunes du Danemark et de la Néerlande, 490.

Spiranthes autumnalis : 12 *g*, 60 *a*, 88 *e*. — Sur le sable à *Cardium*, 470.

Spirodela polyrrhiza : 10 *g*, 60 *a*, 116 *e*; carte 13. — Exigences alimentaires, 387, 390.

Stachys arvensis : 28 *g*.

S. palustris : 28 *g*, 76 *a*, 120 *e*. — Sur les prairies flottantes, 463.

S. sylvatica : 28 *g*.

Statice Limonium : 26 *g*, 74 *a*, 100 *e*. — Structure charnue, 282, 290. — Sur le schorre, 425, 430, 431, 435. — Distribution géographique, 510.

Stellaria aquatica : 14 *g*, 69 *a*, 116 *e*,

S. graminea : 14 *g*.

S. Holostea : 14 *g*, 64 *a*, 104 *e*.

S. media : 14 *g*, 64 *a*, 104 *e*.

S. palustris : 14 *g*.

S. uliginosa : 14 *g*, 64 *a*, 116 *e*.

Stenophragma Thalianum : 18 *g*.

Stratiotes aloides : 6 *g*, 56 *a*, 114 *e*; phot. 135, 151. — Exigences alimentaires, 326. — Manque sur les alluvions fluviales, 448. — Dans les eaux des polders, 462, 466.

Stropharia aeruginosa : 42 *a*.

S. semiglobata : 42 *a*.

Suaeda maritima : 14 *g*, 64 *a*, 100 *e*; phot. 102, 104, 106. — N'habite pas les falaises, 229. — Annuel estival, 259. — Lutte pour l'existence, 351, 356, 357, 358. — Date de la germination, 426. — Sur la slikke, 429. — Sur le schorre, 430, 431, 432. — Au bord des marigots du schorre, 433. — Variabilité, 495. — Distribution géographique, 510.

Succisa pratensis : 32 *g*, 80 *a*, 96 *e*. — Assimilation en toute saison, 258. — Hémicryptophyte, 263.

Symphytum officinale : 28 *g*, 76 *a*, 108 *e*.

T

Taphrina aurea : 40 *a*. — Parasite sur *Populus*, 361, 374.

T. Tosquinetii : 40 *a*.

Taraxacum officinale : 34 *g*, 82 *a*, 98 *e*, 112 *e*; phot. 72. — Assimilation en toute saison, 257. — Feuilles étalées en rosette, 269. — Racine charnue, 291. — Sur les dunes fixées, 402, 403. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

Taxodium distichum : Culture dans les dunes, 379.

Teesdalia nudicaulis : 16 *g*, 66 *a*; phot. 167. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 474, 480. — Sur les dunes continentales, 503.

Teucrium Scordium : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*.

T. Scorodonia : 28 *g*, 76 *a*, 110 *e*. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 480.

Thalictrum flavum : 16 *g*, 66 *a*, 118 *e*.

T. minus : 16 *g*, 38 *a*, 40 *a*, 66 *a*, 90 *e*; carte 12, 14. — Mort des feuilles pendant l'hiver, 259. — Hémicryptophyte, 264. — Calcicole, 390. — Sur les dunes fixées, 403. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

T. m. dunense : Distribution géographique, 489, 490, 495.

Thesium humifusum : 12 *g*, 62 *a*, 90 *e*. — Parasite, 361. — Dans les pannes sèches, 408, 505. — Distribution géographique, 488, 508.

Thlaspi arvense : 18 *g*.

Thuidium abietinum : 52 *a*; phot. 72, 176. — Sur les pentes les plus humides, 406.

Thuya gigantea : Culture dans les dunes, 379.

Thymus Serpyllum : 28 *g*, 76 *a*, 96 *e*. — Assimilation en toute saison, 256. — Chaméphyte, 263. — Réduction de la transpiration, 298. — Défense contre les herbivores, 345. — Sur les dunes fixées, 404. — Sur les dunes continentales, 504.

Tilia ulmifolia (Tilleul) : Action du vent, 233, 234.

Toninia coeruleo-nigricans : 48 *a*.

Torilis Anthriscus : 24 *g*, 72 *a*, 108 *e*. — Bisannuel, 257. — Manque au sable à *Cardium*, 472.

T. infesta : 24 *g*.

T. nodosa : 24 *g*, 72 *a*.

Tortella inclinata : 50 *a*.

T. squarrosa : 50 *a*.

Tortula laevipila : 50 *a*.

T. ruralis ruraliformis : 50 *a*; phot. 75, 76. — Formant un écran sur le sable, 272. — Résistance à l'enfouissement et au déchaussement, 276. — Réviviscence, 285, 286, 287. — Lutte pour l'existence, 354. — Sur les pentes les plus humides, 406. — Sur les dunes, 436, 473.

T. subulata : 50 *a*.

Tragopogon porrifolius : 34 *g*, 82 *a*, 112 *e*. — Sur les digues près de la mer, 467.

T. pratensis : 34 *g*, 82 *a*, 112 *e*.

Trèfle, voir *Trifolium pratense*.

Tricholoma nudum : 42 *a*.

Trichostomum flavovirens : 50 *a*. — Dans les pannes humides, 409.

Trifolium arvense : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*; phot. 166; carte 12. — Calcifuge, 391. — Sur le sable à *Cardium*, 470. — Sur les dunes continentales, 503.

T. campestre (*T. procumbens*) : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

T. elegans : 20 *g*.

T. filiforme : 20 *g*.

T. fragiferum : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*, 106 *e*. — Manque au sable à *Cardium*, 471. — Près des sources salées, 512.

T. maritimum : 20 *g*.

T. minus : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*.

T. pratense : 20 *g*, 70 *a*, 92 *e*, 106 *e*. — Parasité par *Orobanche minor* et par *Cuscuta*, 361. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

T. repens : 20 *g*, 68 *a*, 92 *e*, 106 *e*.

T. scabrum : 20 *g*.

T. subterraneum : 20 *g*.

Triglochin : Allongement des jeunes feuilles, 266.

T. maritima : 4 *g*, 54 *a*, 98 *e*; phot. 103. — Hémicryptophyte, 263. — Réduction de la transpiration, 299. — Lutte pour l'existence, 357. — Sur le schorre, 425, 426, 430, 435. — Distribution géographique, 511.

T. palustris : 4 *g*, 54 *a*, 114 *e*. — Dans les polders, 463.

Triodia decumbens : 6 *g*, 56 *a*, 86 *e*.

Trisetum flavescens : 6 *g*, 56 *a*, 102 *e*. — Manque dans le sable à *Cardium*, 471.

Triticum vulgare (Froment) : Date de la moisson, 253, 254. — Culture dans les polders, 467.

Troène, voir *Ligustrum vulgare*.

Tsuga canadensis : Culture dans les dunes, 379.

T. Douglasii : id., 379.

T. mertensiana : id., 379.

Tussilago Farfara : 34 *g*, 40 *a*, 82 *a*, 110 *e*. — Sur les falaises, 229.

Tylostoma mammosum : 42 *a*. — Sur les dunes fixées, 400.

Typha : Absence de stomates aquifères, 301.

T. angustifolia : 4 *g*, 54 *a*, 112 *e*; phot. 142, 146. — Assimilation en été, 260. — Exigences alimentaires, 385. — Dans les polders, 462, 463.

T. latifolia : 4 *g*, 54 *a*, 112 *e*. — Dans les polders, 463.

U

Ulex europaeus : 20 *g*.

Ulmaria palustris : 20 *g*, 68 *a*, 106 *e*. — Jeunes feuilles coudées, 266.

Ulmus campestris : phot. 154, 155, 164. — Action du vent, 233, 234. — Absence de mycorhizes, 330. — Parasité par des Pucerons, 350.

Urceolaria scruposa : 48 *a*. — Réviviscence, 287.

Urocystis pompholygodes : 38 *a*.

Uromyces Betae : 38 *a*.

Urtica dioica : 12 *g*, 38 *a*, 62 *a*, 104 *e*. — Assimilation en toute saison, 258. — Hémicryptophyte. 263. — Dans les bosquets des dunes, 419.

U. urens : 12 *g*, 62 *a*, 104 *e*.

Usnea hirta arenicola : 44 *a*; phot. 82. — Sur le sable, 288.

Ustilago antherarum : 38 *a*.

U. Carbo : 38 *a*.

U. hypodytes : 38 *a*.

U. longissima : 38 *a*.

Utricularia minor : 30 *g*.

U. neglecta : 30 *g*.

U. vulgaris : 30 *g*, 78 *a*, 120 *e*. — Assimilation en été, 262. — Dans les eaux des polders, 462.

V

Vaccinium Myrtillus : 26 *g*. — Calcifuge, 391.

V. uliginosum : En Ardenne et en Campine, 497.

Valeriana dioica : 32 *g*, 80 *a*, 120 *e*.

V. officinalis : 32 *g*, 80 *a*, 120 *e*. — Assimilation en été, 260. — Mycorhizes, 331. Sa vigueur sur les alluvions fluviales, 446, 449.

Valerianella Auricula : 32 *g*.

V. dentata : 32 *g*.

V. olitoria : 32 *g*, 80 *a*. — Sur le sable à *Cardium*, 470.

Vaucheria : phot. 119. — Sur les alluvions fluviales, 449, 451.

Verbascum Thapsus : 30 *g*.

Verbena officinalis : 28 *g*, 76 *a*, 110 *e*.

Veronica agrestis : 30 *g*, 78 *a*. — Sur le sable à *Cardium*, 470.

V. Anagallis : 30 *g*, 78 *a*, 120 *e*. — Bisannuel, 257.

V. arvensis : 30 *g*.

V. Beccabunga : 30 *g*, 78 *a*, 120 *e*.

V. Chamaedrys : 30 *g*, 78 *a*, 96 *e*. — Assimilation en toute saison, 256. — Manque au sable à *Cardium*, 472. — Sur les dunes continentales, 504.

V. hederaefolia : 30 *g*, 78 *a*.

V. officinalis : 30 *g*, 78 *a*, 96 *e*. — Assimilation en toute saison, 256. — Réduction de la transpiration, 293. — Manque au sable à *Cardium*, 472. — Sur les dunes continentales, 504.

V. persica : 30 *g*.

V. polita : 30 *g*.

V. scutellata : 30 *g*, 78 *a*, 120 *e*.

V. serpyllifolia : 30 *g*.

V. triphyllos : 30 *g*.

Verrucaria muralis : 48 *a*. — Sur des coquilles, 400.

Viburnum Opulus : 32 *g*, 80 *a*, 110 *e*.

Vicia angustifolia : 20 *g*, 70 *a*, 92 *e*. — Dans les pannes, 410.

V. Cracca : 20 *g*, 70 *a*, 92 *e*, 106 *e*. — Dans les pannes, 410, 412. — Manque au sable à *Cardium*, 471.

V. Faba (Féverole) : Culture dans les polders, 467.

V. hirsuta : 20 *g*.

V. lathyroides : 20 *g*.

V. sepium : 20 *g*.

V. tetrasperma : 20 *g*.

V. villosa : 20 *g*.

Vigne, voir *Vitis*.

Vinca minor : 108 *e*. — Sur le sable à *Cardium*, 470, 480.

Viola canina : 24 *g*, 38 *a*, 72 *a*, 94 *e*. — Hémicryptophyte, 263. — Lutte pour l'existence, 354.

V. hirta : 24 *g*, 72 *a*, 94 *e*. — Calcicole, 391. — Dans les dunes, 480. — Sur les dunes continentales, 503.

V. odorata : 24 *g*, 72 *a*, 108 *e*. — Dans les dunes, 480.

V. sylvestris : 24 *g*, 72 *a*, 108 *e*.

V. tricolor : 24 *g*, 72 *a*, 94 *e*. — Cryptophyte et hémicryptophyte, 265. — Protection des jeunes feuilles, 267. — Sur les dunes fixées, 404. — Distribution géographique de la variété *sabulosa*, 489, 490, 515.

Viscum album : Manque dans les districts littoraux et alluviaux, 361.

Vitis vinifera : phot. 60, 63. — Ne mûrit pas sur le littoral, 218, 507.

Volvaria media : 42 *a*.

W

Wolffia arrhiza : 10 *g*, 60 *a*, 116 *e*. — Exigences alimentaires, 387. — Dans les eaux des polders, 462.

X

Xanthoria lychnea : 46 *a*.

X. parietina : 46 *a*. — Sur les dunes mobiles, 396.

X. polycarpa : 46 *a*.

Z

Zannichellia palustris : 4 *g*, 54 *a*, 114 *e*. — Exigences alimentaires, 320, 386, 390. — Dans les mares des dunes, 415. — Dans les polders, 463.

Zostera marina : 4 *g*.

Z. nana : 4 *g*, 54 *a*, 98 *e*, 112 *e*. — Sur la slikke, 429, 430. — Distribution géographique, 510.

ADDITIONS ET CORRECTIONS

Page 182, ligne 12 du bas. Les tourbières ne sont pas représentées par les photographies 139 à 141, mais par les photographies 133 à 135.

Page 212. Il y a un travail de M. E.-N. Transeau (*The Relation of Plant Societies to Evaporation,* in The Botanical Gazette, vol. XLV, p. 217, April 1908) sur la vitesse d'évaporation en divers points de l'île de Long-Island (N. Y. — U. S. A.).

Page 213. Au sujet de la mesure de la quantité de lumière, M. J. Wiesner (*Der Lichtgenuss der Pflanzen,* Wien, 1907) a synthétisé toutes ses recherches sur l'adaptation des végétaux à la meilleure utilisation de la lumière.

Page 252, ligne 2 du bas, *lire* : Supan, *au lieu de* : Seepan.

Page 288, ligne 7. J'apprends par M. Bouly de Lesdain que le lichen qui était appelé *Evernia prunastri* var. *Arenaria,* serait, d'après M. Harmand (Lichens de France, fascicule III, p. 392), le *Letharia arenaria* Harmand.

Pages 288, 326, 368. Le travail de M^lle^ Wery sur les Algues du littoral ne pourra pas être publié dans le volume VII du *Recueil.*

Pages 305. Au sujet de la théorie de M. Whitney : MM. O. Schreiner et H. S. Reed (Schreiner and Reed, assisted by Skinner : *Certain organic constituents of Soil in relation to Soil Fertility.* U. S. Department of Agriculture. Bureau of soils. Bulletin, nº 47. — Schreiner and Reed : *The toxic action of certain organic plant constituents.* The Botanical Gazette, February 1908) ont constaté que beaucoup de substances produites par l'économie végétale sont toxiques pour les plantes; ces substances existent sans doute dans les sols où des végétaux ont vécu.

Page 305, lignes 9-10 du bas. L'engrais vert dont parlent les auteurs américains est appelé par eux «cowpea». Ils ne donnent nulle part le nom latin de cette plante. Des renseignements inexacts m'avaient fait croire que le « cowpea » est *Pisum arvense.* J'ai appris depuis lors que cette Papilionacée est *Vigna unguiculata.* De semblables méprises seraient évitées si l'on traduisait toujours les noms vulgaires par le nom scientifique.

Page 331, ligne 5. Au lieu de : *Convolvulus Soldanella*, lisez : *Calystegia Soldanella.*

Page 351, ligne 3 du bas, au lieu de : *Salsola*, lisez : *Suaeda.*

Page 391, ligne 7 du bas, au lieu de : *Elodea palustris*, lire : *Elodes palustris.*

Page 402, ligne 14 du bas, au lieu de : *Orolanche ramosa*, lisez : *O. purpurea.*

Page 427. Au sujet de l'action des sels de magnesium : Un travail de M. OSTERHOUT (*The antagonistic action of Magnesium and Potassium.* The Botanical Gazette, February 1908) montre que les sels de potassium empêchent l'action nuisible des sels de magnesium.

Pages 493 et 494. M. LOTSY (*Vorlesungen über Deszendenztheorien*, 2. Teil, S. 483 [Iena, 1908]) consacre un chapitre à la discussion de l'origine géographique des espèces. Il n'arrive pas à des conclusions définitives au sujet de l'origine unique ou multiple.

⁂

Pour la distribution géographique de *Scirpus triqueter*, L., voir page 487, note 2.

⁂

Il y a plusieurs erreurs à corriger dans la *liste des associations.*

Aspidium spinulosum ne figure ni dans cette liste ni dans les autres : il a été découvert après leur impression dans des bosquets au sable à *Cardium*, à Westende (voir p. 475). Il en est de même de *Vinca minor*, qui habite de petits fourrés dans les dunes internes d'Adinkerke, et de *Mentha rotundifolia*, qui se trouve aux bords de fossés à Wulpen (polders marins).

Epipactis palustris (p. 60 *a* et 61 *a*), n'existe pas à Overmeire.

Rhamnus Frangula et *R. cathartica* (p. 70 *a* et 71 *a*), n'existent qu'à Overmeire.

Melandryum rubrum (p. 64 *a* et 65 *a*), habite les digues des polders fluviaux.

Eryngium maritimum (p. 72 *a*), habite les dunes mobiles, mais non la plage.

Ægopodium Podagraria (p. 72 *a* et 73 *a*), est renseigné comme habitant les dunes mobiles et non les bosquets; c'est le contraire qui est vrai.

Page 82 *a*, au lieu de : *Arctium majus*, lire : *Arctium minus.*

New York Botanical Garden Library
3 5185 00280 3003